

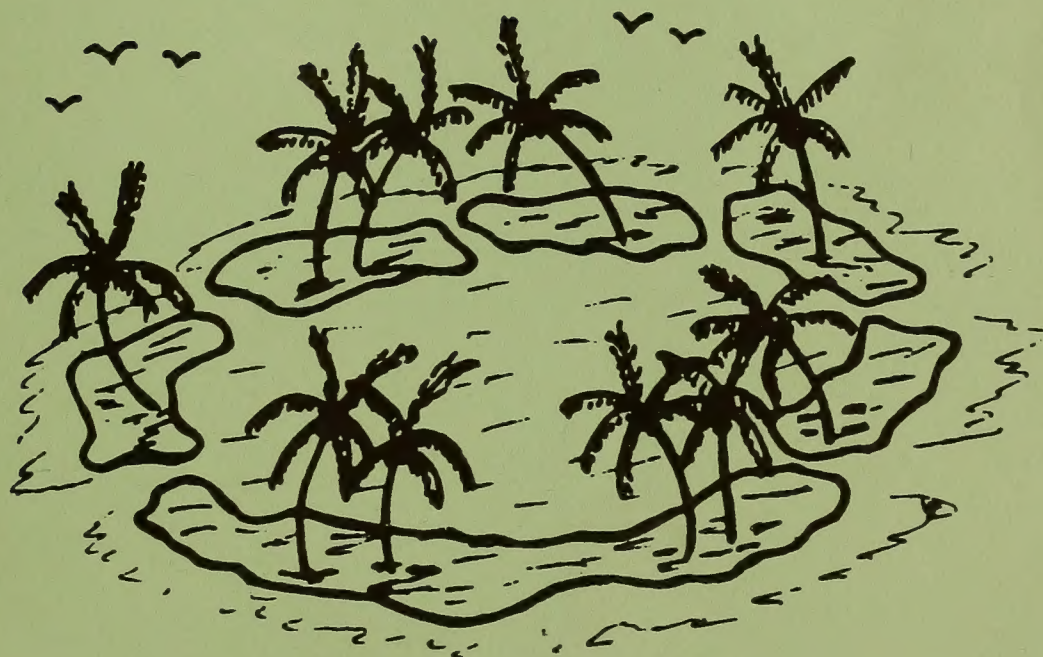
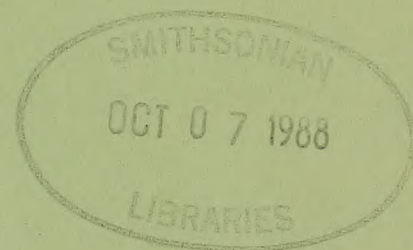




ATOLL RESEARCH BULLETIN

220. *Coral Reef Ecosystems:
Proceedings of Papers Presented
at the 13th Pacific Science
Congress, Vancouver*

Edited by S. V. Smith

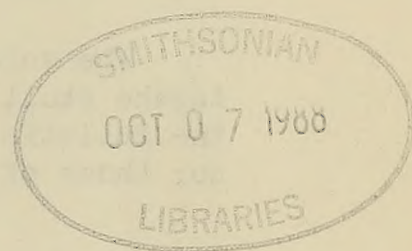


Issued by
THE SMITHSONIAN INSTITUTION
Washington, D.C., U.S.A.

ATOLL RESEARCH BULLETIN

**220. *Coral Reef Ecosystems:
Proceedings of Papers Presented
at the 13th Pacific Science
Congress, Vancouver***

Edited by S. V. Smith



Issued by
THE SMITHSONIAN INSTITUTION
Washington, D.C., U.S.A.

September 1978

ACKNOWLEDGMENT

The Atoll Research Bulletin is issued by the Smithsonian Institution as a part of its Tropical Biology Program. It is co-sponsored by the Museum of Natural History and the Smithsonian Press. The Press supports and handles production and distribution. The editing is done by the Tropical Biology staff, Botany Department, Museum of Natural History and by D. R. Stoddart.

The Bulletin was founded and the first 117 numbers issued by the Pacific Science Board, National Academy of Sciences, with financial support from the Office of Naval Research. Its pages were largely devoted to reports resulting from the Pacific Science Board's Coral Atoll Program.

The sole responsibility for all statements made by authors of papers in the Atoll Research Bulletin rests with them, and statements made in the Bulletin do not necessarily represent the views of the Smithsonian nor those of the editors of the Bulletin.

Editors

F. R. Fosberg
M.-H. Sachet

Smithsonian Institution
Washington, D. C. 20560

D. R. Stoddart

Department of Geography
University of Cambridge
Downing Place
Cambridge, England

TABLE OF CONTENTS

	Page
Editor's Note	ii
Biogeochemical Budgets in Coral Reef Systems	
S. V. Smith, P. L. Jokiel, and G. S. Key	1
Spatial Modelling of Coral Reefs	
A. L. Dahl	13
An Evaluation of Coral Reef Survey Methods by Computer Simulation	
R. A. Kinzie III	21
Sclerochronology: A Data Source for Reef Systems Models	
R. W. Buddemeier	25
Energy Exchange in Coral Reef Ecosystems	
A. A. Benson, J. S. Patton, and S. Abraham	33
Differentiation in Coral Populations	
D. C. Potts	55
Evidence from the Great Barrier Reef of Ancient <u>Acanthaster</u>	
Aggregations	
E. Frankel	75
An Information Analysis Approach to Zonation Patterns of the	
Coral Genus <u>Acropora</u> on Outer Reef Buttresses	
Carden Wallace and M. B. Dale	95

EDITOR'S NOTE:

A session entitled "Systems Modelling and Coral Reef Ecosystems" was held at the 13th Pacific Science Congress (18-30 August 1975, Vancouver, Canada). The papers in that session dealt with conceptual aspects of reef systems as well as with specific chemical or biotic components of those systems. It was decided during that session to collect as many of those papers as possible into a single number of the Atoll Research Bulletin.

This number of ARB represents the result of that decision. Eight of the original ten papers are presented here in their entirety, in somewhat altered format, or as expanded abstracts. The sequence of papers in this volume is the same as the order in which they were presented at Vancouver. It is anticipated that the other two papers will be published elsewhere.

I thank all of the speakers at the symposium session for their participation, and those who provided manuscripts for making this publication possible. To the editors of the Atoll Research Bulletin go my thanks for encouraging the publication of these papers in the Bulletin. Editing and typing of the manuscripts was undertaken through the auspices of the Hawaii Institute of Marine Biology, University of Hawaii.

BIOGEOCHEMICAL BUDGETS IN CORAL REEF SYSTEMS

S. V. Smith, P. L. Jokiel, G. S. Key

INTRODUCTION

The term "model" in ecosystem analysis refers to the systematic conceptualization of the myriad components within an ecosystem. A high degree of mathematical sophistication is desirable as an ultimate goal of ecosystem analysis. Until that sophistication can also obtain sufficient realism, less sophisticated constructs in the form of mass-balance budgets provide considerable insight into the dynamics of ecosystems.

Budgets, like their more complicated counterparts, involve the identification of simple "functional units," or "compartments," within the ecosystem; budgets also require the identification of likely pathways of material flow through the system. However, budgets do not require that mathematical functions describing the characteristics of material flux be devised. Budgets of carbon flux have been developed for several coral reef systems or portions thereof, and carbon budgets for hypothetical reefs will be the primary subject of this discussion.

GENERAL BUDGETARY CONSTRUCT

The primary subject of discussion here will be a coral atoll of hypothetical, but realistic, dimensions. Imagine a circular atoll with a lagoon of 100 km² area, a reef flat of 20 km², and a fore-reef (to a depth of about 50 meters) of 10 km². This atoll would have a lagoon about 11 km in diameter, a reef flat about 500 meters wide, and fore-reef about 250 meters wide. Data given by Wiens (1962) suggest these dimensions to be realistic. In addition to treating each of the above physiographic units as compartments in the budgets, we will consider the two further compartments of carbon dioxide and fixed carbon in the ocean water. There is thus the following 5-compartment budget: oceanic CO₂ and fixed carbon, lagoon, reef flat, and fore-reef.

The connectivity describes material transfer from one compartment to another. For the most part in a physiographic budget, that connectivity is two-way. That is, if material is transported from any one compartment A to compartment B, it probably can also go from B to A. Arrows on a compartment diagram show interpretations of the direction of net flux. Probably any compartment pair can be connected. The diagram describes only the connectivities which seem likely to be quantitatively significant.

Hawaii Institute of Marine Biology, University of Hawaii,
Kaneohe, Hawaii, USA

Clearly, there is net flux from oceanic CO_2 to all three reef compartments in the form of CaCO_3 precipitation. We assume that net organic carbon flux is in the same direction, that is, that atolls are sites of net CO_2 uptake in the form of primary production. This point will be discussed in more detail later in the presentation. With respect to CaCO_3 , most of the other arrows are fairly obvious. CaCO_3 is stripped off the reef and is transported either to the lagoon or to the oceanic fixed carbon pool, and material is also lost from the fore-reef to that pool. Deposits of fore-reef material piled on reef flats argue that there is net transfer from the fore-reef to the reef flat. It seems likely that this direction of net transfer is equally valid for organic carbon. Material carried from the fore-reef to the reef flat or delivered to the lagoon has a relatively good chance of settling out in these environments; material transported oceanward is likely to drift away from the atoll. Thus, the fore-reef is inherently an ineffectual trap for particulate material in comparison with the reef flat or lagoon.

CaCO_3 BUDGET

The next step is to quantify the transfer rates associated with the arrows and the accumulation (or loss) rates in the boxes. First consider CaCO_3 -C (Figure 1). Lagoon CaCO_3 production rates have been measured between about 5 and 10 moles $\text{m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ (Smith and Pesret, 1974; Smith and Jokiel, 1975). The higher value is used here. Thus, the hypothetical lagoon produces 10×10^8 moles C/yr. The production rate in shallow, well-flushed environments such as reef flats has been measured to be about 40 to 50 moles $\text{m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ (Smith, 1973; Kinsey, 1972). Again, the higher value is taken for a total reef-flat production of 10×10^8 moles C/yr. No CaCO_3 production rate data are available for fore-reefs. Such environments have high standing crops of calcareous organisms, so a production rate comparable to that of the reef flat is assumed--a total production of 5×10^8 moles C/yr. CaCO_3 -mediated loss from the CO_2 pool is simply the sum of the fluxes to the reef compartments, or 25×10^8 moles C/yr.

Of material entering the fore-reef compartment, we assume a sufficient amount remains to account for a net vertical accretion of about 1 mm/yr. This is equivalent to about 1×10^8 moles C/yr. This figure is based primarily on ^{14}C age dating to obtain deposition rates on the fore-reef in Jamaica (Land, 1974). It thus appears that 4×10^8 moles/yr, or 80% of the material produced in the fore-reef is lost from that environment. We assume that 75% of this loss is to the ocean and the remainder is to the reef flat.

Transport from the fore-reef plus CaCO_3 production on the reef flat account for 11×10^8 moles C/yr input to the reef flat. The upward growth of the reef flat is obviously limited by sea level, and long-term world-wide sea level presently does not show a change of more than about

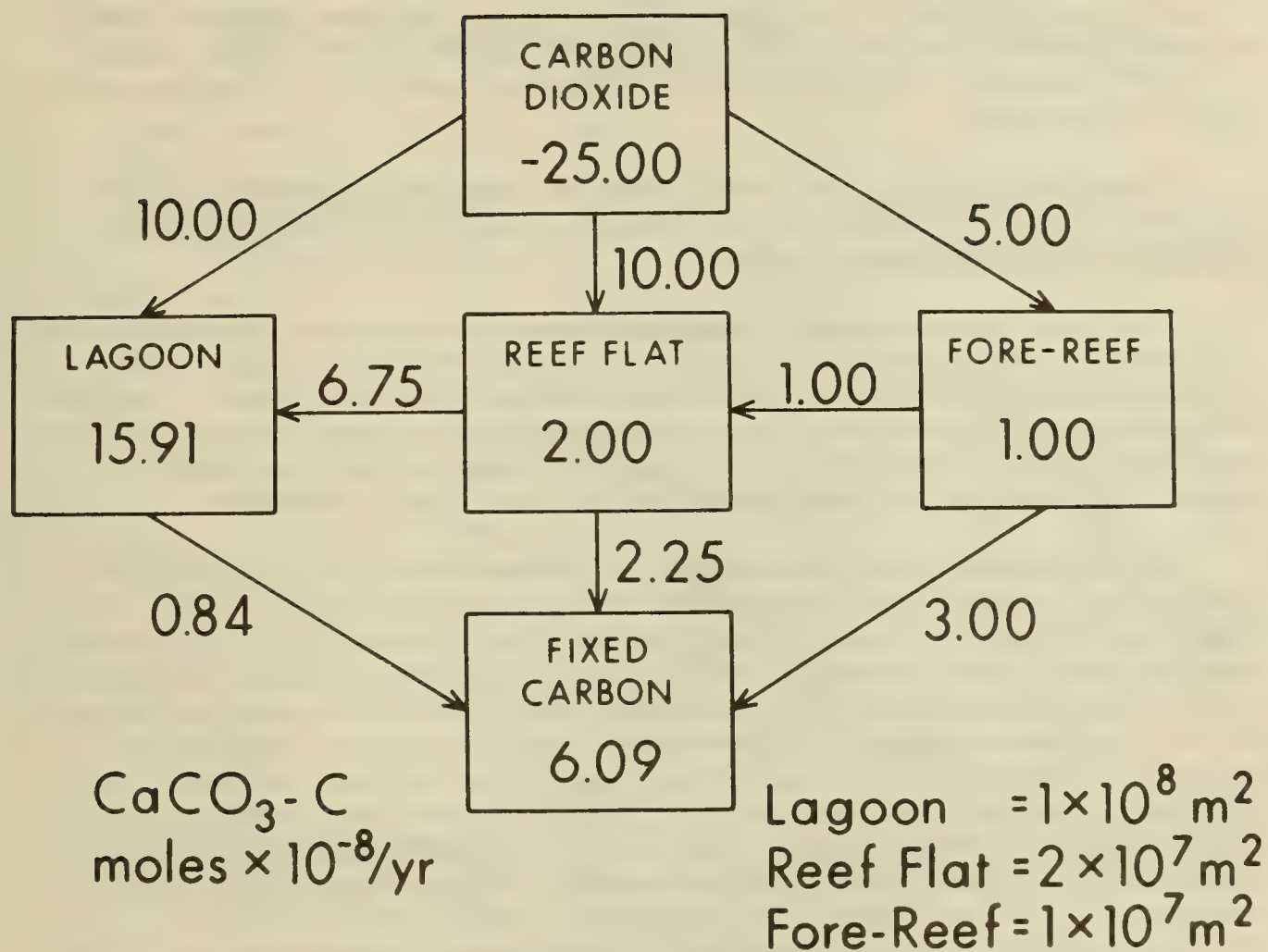


Figure 1. Compartment diagram of $\text{CaCO}_3\text{-C}$ flux in a coral atoll.

± 1 mm/yr. For the budget, we assume that there is a 1 mm/yr deposition rate on the reef flat, or 2×10^8 moles C/yr. We further assume that 75% of the loss from the reef flat is to the lagoon, and that the remainder is exported to the ocean.

Deposition in the lagoon is not ordinarily limited by sea level. Moreover, available data (Smith *et al.*, 1971; Smith and Jokiel, 1975) suggest that sediment loss from the lagoon to the open ocean is small; we assume this loss to be 5% of the total lagoon input. Thus, about 16×10^8 moles C/yr remain in the lagoon and about 1×10^8 moles/yr are lost to the ocean.

Export of CaCO_3 to the open ocean is obtained by summing terms. For the budget as a whole to balance, the sum of the numbers in the various compartments must equal 0.

What are the inorganic budgetary characteristics of our hypothetical atoll? The lagoon is obviously the major repository for CaCO_3 , accounting for about 65% of the total inorganic carbon fixed. The loss from the atoll is the next process in quantitative importance, at 25%, and the fore-reef and reef-flat areas are small sinks for inorganic carbon, accounting for only about 10% of the total production.

It is possible to investigate the consequences of changing the compartment sizes--that is altering the size of the atoll. Atoll reef flats and slopes are fairly constant in width (Wiens, 1962), so altering the atoll size primarily involves manipulation of lagoon diameters. For the following analysis, the lagoon area has been varied by powers of 10, and the reef-flat and fore-reef areas have been adjusted to maintain constant width. All production rates per unit area and depositional rates on the fore-reef and reef flat are held constant; proportional partitioning of flux from one compartment to another is maintained. As the atoll size decreases, the lagoon deposition rate increases, and the carbon loss increases towards 50% (Figure 2). As the lagoon fills in (or diminishes in horizontal dimensions to 0), the deposition rate will then necessarily vanish; there will be no further lagoon production; all excess sediments will then be exported from the atoll.

The change of sea level also has dramatic effects on the expected depositional characteristics of an atoll. To construct the budget so far, we have assumed that the reef-flat deposition rate is proportional to the rate of sea-level change. Fore-reef deposition is 1 mm/yr but in our budget is not controlled by changing sea level. Lagoons accept most of the sediments delivered to them. Modifying the budget to account for sea level change thus merely involves altering retention on the reef flat.

Figure 3 shows the results of such alterations. Up to a sea-level rise of about 5 mm/yr, deposition on the reef flat would keep pace with that rising sea level. On a faster rise, reef flat deposition rate would stabilize, if the environment retained all of its products. The

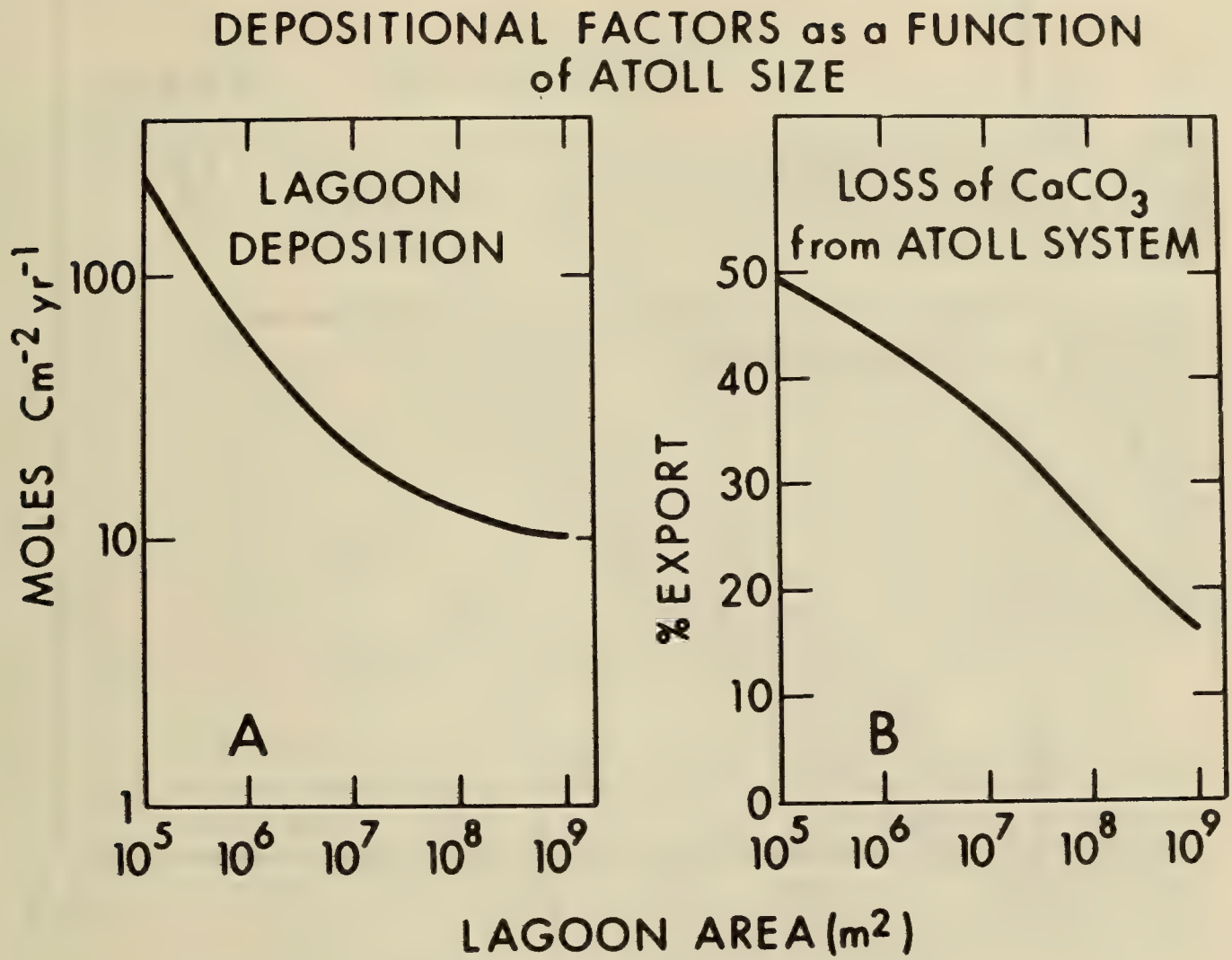


Figure 2. CaCO_3 -C flux as a function of atoll size.

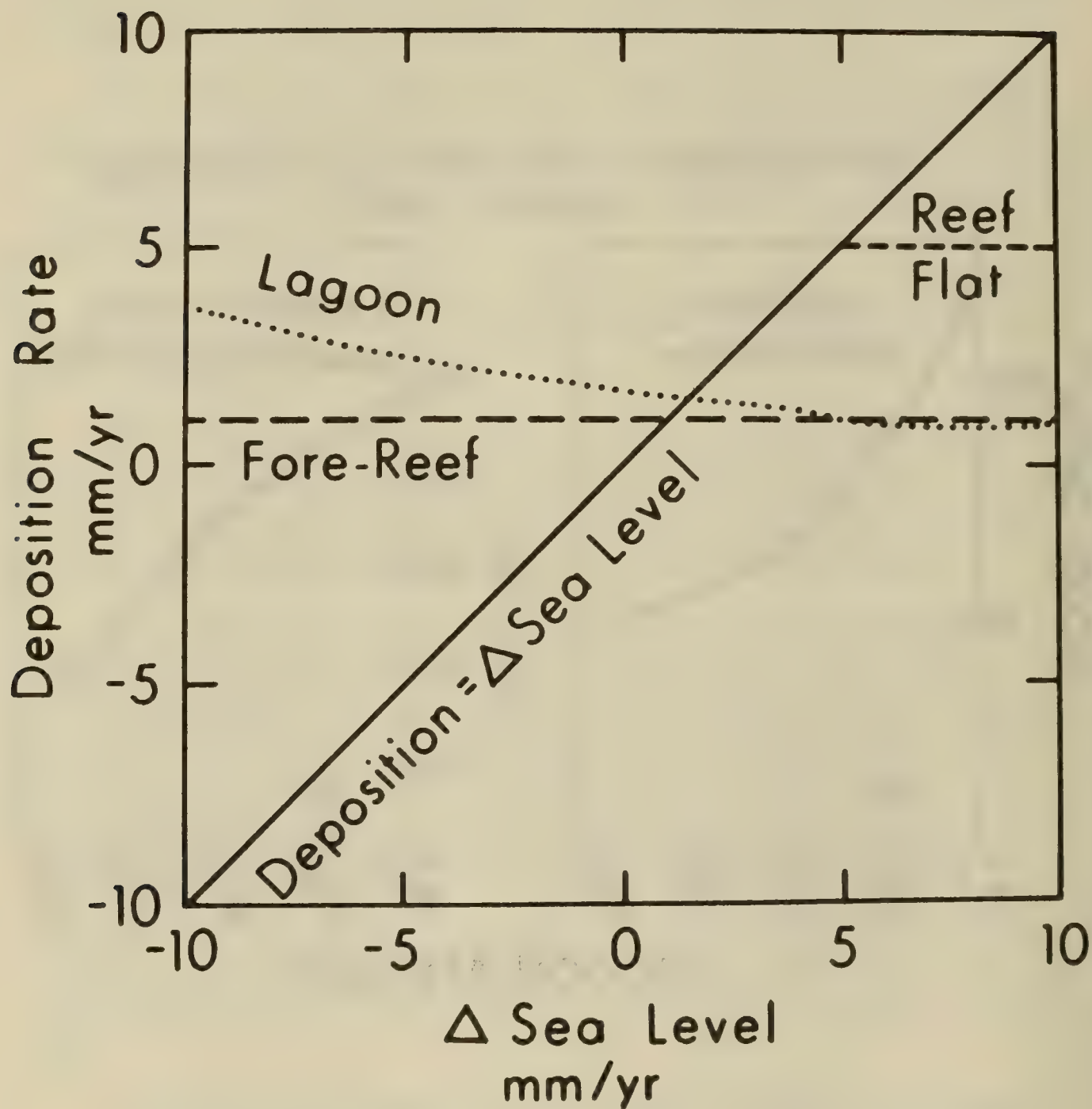


Figure 3. CaCO_3 -C flux as a function of sea level rise.

fore-reef grows upward at 1 mm/yr, regardless of the rate of sea level change. The lagoon deposition rate would increase on a falling sea but would adjust to a deposition rate similar to that of the fore-reef during a period of rapidly rising sea level. This simple depositional model would break down as the atoll physiography is altered away from its starting geometry due to the change of sea level and depositional regime.

ORGANIC CARBON BUDGET

Let us now turn our attention to the other major aspect of an atoll carbon budget: the production and consumption of organic carbon compounds. We will use our same hypothetical atoll for these calculations, as well as the same five compartment box model to represent that atoll.

Despite their very high gross production rates, coral reefs have a gross production to respiration ratio remarkably near 1.0. It is likely that reefs somewhat to either side of this unity P/R ratio can be found. Our own experience has been primarily with atoll which seem to be very slight net producers of carbon, so we give our hypothetical atoll a net community production rate of about 4 mmoles $\text{m}^{-2}\text{day}^{-1}$, or about 1.5 moles $\text{m}^{-2}\text{yr}^{-1}$. This corresponds to a P/R ratio of 1.007 if the gross production rate of the community is 6 g C $\text{m}^{-2}\text{day}^{-1}$. This value is very close to the net production rate reported by Smith and Jokiel (1975) for the lagoon at Canton Atoll. Lagoons are particularly useful for establishing the net production of a reef system, because they integrate reef community metabolism over a long time and a large area.

Figure 4 summarizes the organic carbon budget. Reef sediments commonly average about 0.5% by weight organic carbon (Smith and Jokiel, 1975). This amounts to about 5% of the total carbon in the sediments, so organic carbon retained by each of the atoll compartments is fixed at this percentage of the inorganic carbon retention, which has already been established. There is no particular basis to argue for anything other than an even division of carbon transport from each atoll compartment to its various possible sinks. The budget turns out not to be particularly sensitive to this point.

While the magnitude of these various numbers might be altered somewhat, the budget clearly predicts a substantial export of even the miniscule net excess organic carbon produced by the atoll. Moreover, the proportional organic carbon export from the three reef subunits is considerably higher than the inorganic carbon export. It is tempting to ascribe this differential transport to an artifact of the budget; that does not seem to be the case. Broecker and Takahashi (1966) observed such a budgetary discrepancy for the Bahama Banks; they suggested that they had failed to obtain a mass balance among the terms. Smith and Jokiel (1974) ascribed a similar discrepancy at Canton Atoll to differential transport of organic material, and evidence for differential transport can be reconstructed for the Enewetak windward reef flat (Smith, 1973; Johannes and Gerber, 1974; Marshall, 1965). What are the mechanisms?

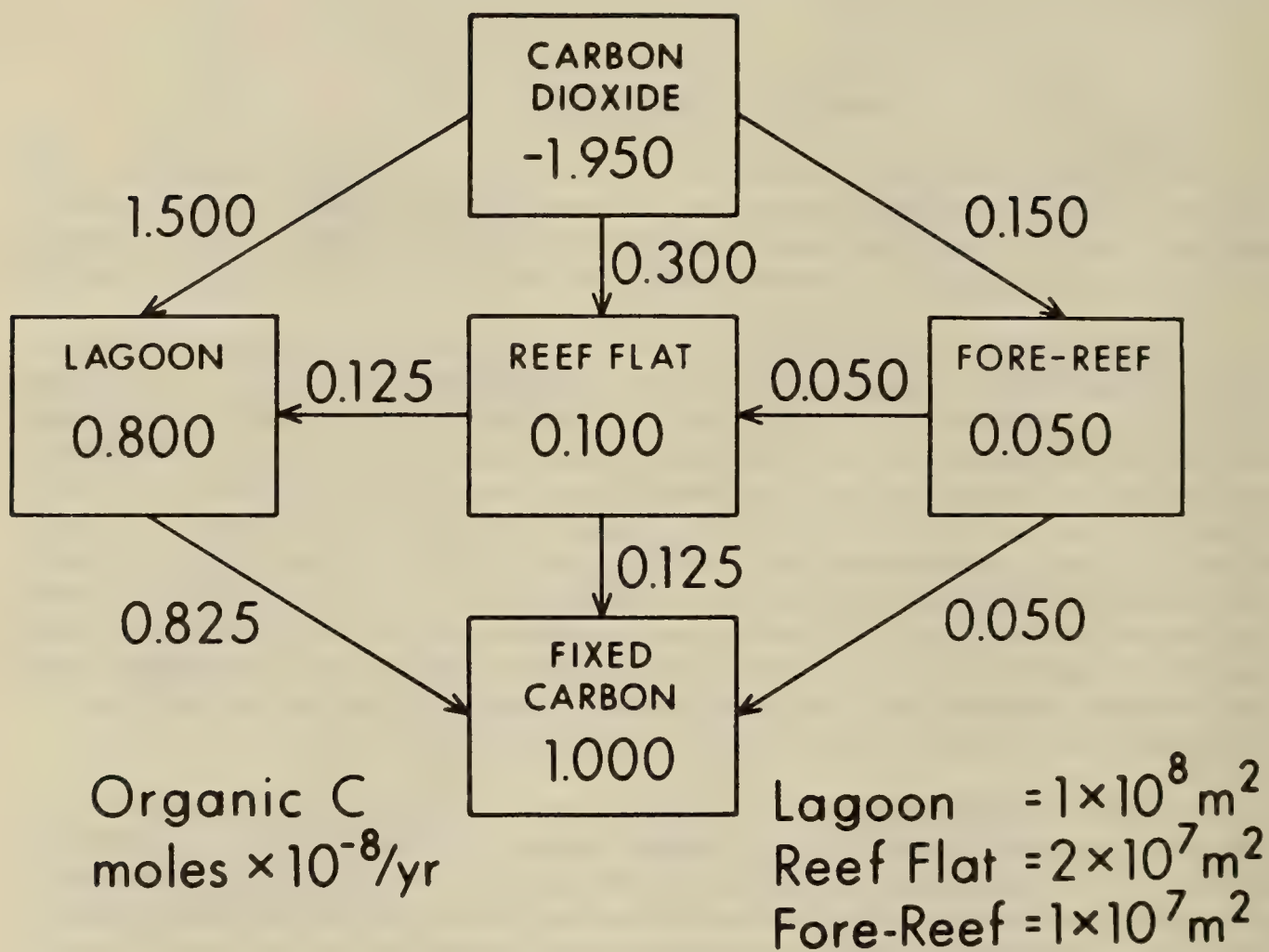


Figure 4. Compartment diagram of organic C flux in a coral atoll.

Perhaps the most conspicuous mechanism is the relative ease with which the biomass is dislodged by mechanical or biological erosion. Indeed, this dislodgement and subsequent transport of organic materials are apparently of considerable importance to the feeding patterns of reef organisms (Smith and Marsh, 1973). Even though erosion of CaCO_3 also occurs, this heavier material is likely to settle more rapidly. The second mechanism to be considered may be as important, or perhaps more so--the flux of dissolved organic material. Lacking any tendency to settle (short of adsorption to other materials), the dissolved organic compounds are readily transported from the system. Thus, despite initial concerns about a model suggesting significantly greater flux of organic than of inorganic reef products, we conclude that results to the contrary would be all the more surprising.

OTHER BUDGETS

The discussion so far has involved carbon; but the carbon budgets, by implication, tell us a great deal about other materials. For example, some cations such as Mg or Sr have budgets which are very similar to that of CaCO_3 . In polluted systems, one might predict pathways of the pollutant (e.g., trace metals) from a knowledge of their co-occurrence with carbon compounds. Alternatively, pollutant distribution in the ecosystem might carry significant clues about chemical behavior of the materials in question.

Net nutrient budgets must look somewhat like the organic carbon budget, although there may be differences in the details of gross sources, sinks, and intrasystem partitioning. Let us briefly consider two recent nutrient budget studies which have provided exciting insights into coral reefs. Webb *et al.*, (1975) reported on the flux of nitrogen through the windward reef flat community of Enewetak Atoll. The reef apparently exports all forms of fixed nitrogen, yet that community maintains its gross organic carbon production to respiration ratio near 1.0. The most obvious conclusion from the observation is that the community must offset the nitrogen export with an equivalent rate of nitrogen fixation. Subsequent studies (Wiebe *et al.*, 1975) not only verified this hypothesis but also isolated several of the important nitrogen-fixing organisms in the community. The high nitrogen-fixing capacity of that community has countered its location in the nitrogen-poor ocean waters of the Marshall Islands by exploiting an alternative, and large, nitrogen reservoir (air).

There is no such alternate phosphorus pool, and the phosphorus content of ocean waters impinging upon Enewetak Atoll is also low. Pilson and Betzer (1973) determined that the Enewetak reef-flat community retains phosphorus with great tenacity. These authors quoted Sargent and Austin (1949) as anticipating diurnal oscillations of phosphorus uptake and release in synchrony with oxygen production and

consumption. That synchrony does not exist, and Pilson and Betzer point out that if it did, the reef community would have a requirement of up to 150% of the available phosphorus on a midday low tide in order to match the rate of organic carbon production.

Subsequent studies (Pomeroy et al., 1974) suggest that the strong retention and internal cycling of phosphorus represents a complex pattern of leakage by some members of the reef community and effective phosphorus capture by others. This pattern speaks to the complexity of the phosphorus cycle on a coral reef.

SUMMARY

To summarize briefly, we hope that we have accomplished several objectives with these budgetary analyses. We have derived a CaCO_3 production, transportation, and deposition model which appears consistent with available data and with the characteristics of coral atolls. A similar budget for organic carbon suggests that while atolls show a very low net production rate, they export most of the organic material they do produce. Nutrient budgets have proven useful in suggesting the existence of various strategies of nutrient flux and cycling in the atoll ecosystem.

Such budgetary analyses are by no means ends in themselves, but they do provide a useful base on which to build further studies of coral reef processes and with which to evaluate the quantitative significance of those processes.

REFERENCES

- Broecker, W. S., and Takahashi, T. 1966. Calcium carbonate precipitation on the Bahama Banks. *J. Geophys. Res.* 71:1575-1602.
- Johannes, R. E., and Gerber, R. 1974. Import and export of net plankton by an Eniwetok coral reef community. pp. 97-104, in: *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Vol. 2.* Great Barrier Reef Committee, Brisbane.
- Kinsey, D. W. 1972. Preliminary observations on community metabolism and primary productivity of the pseudo-atoll reef at One Tree, in: *Proceedings of the Great Barrier Reef Symposium on Corals and Coral Reefs.* Mandapam Camp, India. *Mar. Biol. Assoc. India:* 13-32.
- Land, L. S. 1974. Growth of a West Indian (Jamaican) coral reef. pp. 409-412, in: *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Vol. 2.* Great Barrier Reef Committee, Brisbane.
- Marshall, N. 1965. Detritus over the reef and its contribution to adjacent waters of Eniwetok Atoll. *Ecol.* 46:343-344.

- Pilson, M. E. Q., and Betzer, S. B. 1973. Phosphorus flux across a coral reef. *Ecol.* 54:581-588.
- Pomeroy, L. R., Pilson, M. E. Q., and Wiebe, W. J. 1974. Tracer studies of the exchange of phosphorus between reef water and organisms on the windward reef of Eniwetok Atoll. pp. 87-96, in: *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Vol. 1.* Great Barrier Reef Committee, Brisbane.
- Sargent, M. C., and Austin, T. S. 1949. Organic productivity of an atoll. *Trans. Am. Geophys. Union* 30:245-249.
- Smith, S. V. 1973. Carbon dioxide dynamics: a record of organic carbon production, respiration, and calcification in the Eniwetok windward reef flat community. *Limnol. Oceanogr.* 18:106-120.
- Smith, S. V., and Jokiel, P. L. 1975. Water composition and biogeochemical gradients in the Canton Atoll lagoon: 2. Budgets of phosphorous [sic], nitrogen, carbon dioxide, and particulate materials. *Mar. Sci. Comm.* 1:165-207.
- Smith, S. V., and Marsh, J. A. Jr. 1973. Organic carbon production on the windward reef flat of Eniwetok Atoll. *Limnol. Oceanogr.* 18:953-961.
- Smith, S. V., and Pesret, F. 1974. Processes of carbon dioxide flux in the Fanning Island lagoon. *Pac. Sci.* 28:225-245.
- Smith, S. V., Roy, K. J., Schiesser, H. G., Shepherd, G. L., and Chave, K. E. 1971. Flux of suspended calcium carbonate (CaCO_3), Fanning Island Lagoon. *Pac. Sci.* 25:206-221.
- Webb, K. L., DuPaul, W., Wiebe, W., Sottile, and Johannes, R. E. 1975. Enewetak (Eniwetok) Atoll: Aspects of the nitrogen cycle on a coral reef. *Limnol. Oceanogr.* 20:198-210.
- Wiebe, W. J., Johannes, R. E., and Webb, K. L. 1975. Nitrogen fixation in a coral reef community. *Sci.* 188:257-259.
- Wiens, H. J. 1962. *Atoll Environment and Ecology.* Yale University Press, New Haven and London. 532 pp.

SPATIAL MODELLING OF CORAL REEFS

Arthur Lyon Dahl

INTRODUCTION

Most existing approaches to ecosystem modelling concentrate on the flows of energy or materials between various components or compartments of the system. Compartments are generally functionally defined relative to the basic system processes producing inputs, outputs, and transformations of energy or materials (Dahl et al., 1974). Any such model must be highly simplified or generalized to keep it within workable dimensions, and it thus becomes an abstraction from which many significant aspects of the system must be excluded.

One aspect that becomes increasingly significant in a more highly developed ecosystem is its physical structure--the spatial arrangement of its component parts. In a higher organism, structure is often as significant as physiology in determining its characteristics; similarly in an ecosystem such as a coral reef, spatial relationships determine many parameters and control mechanisms that are fundamental to system functions. Methods of modelling are therefore needed to treat spatial relationships, structure, and form, and to link them with energy and material flows for a more complete understanding of the system. This paper thus presents a preliminary conceptual framework for spatial modelling as applied to the coral reef ecosystem.

CHARACTERISTICS OF SPACE

A coral reef, like any object, has a well-defined situation in space. It is fixed in its relationships to the underlying substratum and to the air-water interface, although these may be subject to alteration over geologic time. Depending on the nature of the substrata, the reef may have a predominantly linear form if following a coastline or atoll rim; or it may form patches in a lagoon or on an irregular shallow bottom. Each reef develops in relation to a particular pattern of waves and currents, and the reef may trap and accumulate nutrients from the surrounding sea or receive inputs from adjacent land areas. The principal energy source is sunlight, which always follows cyclical patterns of directional input. In addition, a coral reef is distinguished from many other ecosystems by its ability to construct and thereby to alter the form of its own substratum. This ability gives the system a certain evolutionary control over its form and its utilization of space.

In considering the need to model the spatial relationships of the reef and of its component parts, one must first define the characteristics that objects have in space then determine how these characteristics can be quantified, measured, and modelled.

Objects, of course, have SUBSTANCE, which may be a simple material or a complex combination. With the many standard analytical methods available, there is no conceptual problem in determining the nature of the substance and the quantity present. It may be more difficult to decide what level of substance determination is appropriate to the model situation. These substance measures can provide the principal link between spatial models and energy or material models.

Substances are bounded by SURFACE. Every object or organism can be considered as some complex of surfaces with various characteristics. The surfaces provide the interfaces across which various transfers can take place. Since surfaces form the boundaries between substances, or "compartments," the surfaces are the defined limits across which energy or material transfers are determined, and between which (in most models) processes are lumped or generalized. Life itself is surface-oriented; witness the importance of membranes in fundamental biological processes. The quantification and characterization of surface can therefore provide powerful tools for the understanding of ecosystem processes (Dahl, 1973; in press). Surface may be measured directly or estimated using theoretical constructs. Surface may be expressed directly in area or by using a surface index (SI), a dimensionless number for the increased amount of surface relative to a similarly-bounded plane (Dahl, 1973).

The space enclosed by surfaces has VOLUME, which can be expressed in standard volumetric units. A complete surface always defines two volumes, that inside the surface and that outside. Both are important in the spatial evaluation of an ecosystem.

Surfaces or surface-bounded objects also have FORM, some type of shape or configuration that may be characteristic of the object and have great functional significance (Neushul, 1972). Form is not readily quantified and is therefore difficult to model. It is probably simplest to develop a system of classification capable of distinguishing between the principal forms of interest. Many forms can also be generated using simple growth computations, and thus can be characterized by the features of those computations (Cohen, 1967; Lindenmayer, 1968a,b; Dahl, 1971).

Forms may well have ORIENTATION relative to surrounding features. That orientation is often expressed as a polarity. A spatial model thus needs some type of fixed reference grid to which such orientations can be referred.

There is also the question of SIZE or SCALE, generally most significant as a relative measure and therefore arbitrarily defined to suit the needs of the system or model. Often a series of scales can be used to provide the necessary scope and detail. Usually the comparability of sizes is important in determining significant interactions.

To establish the relationships between objects, there need to be measures of DISTANCE and DISTRIBUTION. In the field, one can use simple measurements or standard ecological techniques for determining spacing and pattern. In a spatial model, the plotting of all data points relative to a set of coordinates can permit the construction and analysis of spatial relationships such as the attenuation of a feature with distance, the mechanisms for fitting large numbers of organisms into a limited space, or the role and extent of competition.

Finally there is the TEMPORAL DIMENSION which affects all aspects of the system. There are some elements and phenomena which can be considered static while others are dynamic; some organisms are attached, others highly mobile; forms may be rigid or flexible; growth and mortality, as well as other kinds of increase and decrease, can be included. Temporal changes can also be considered at different scales: seconds, days, years, or millenia; each will reveal a different set of significant aspects of the system. Repeated measurement or sampling, analysis of certain system features or the geological record, and projection from known data points can all be used to develop the different scales of variation over time.

MODEL ELEMENTS

One possible approach to spatial modelling is to use a three-dimensional point matrix stored in and manipulated by a computer system. The resolution of the model would depend on the number of points used. Devices could be developed or existing programs used to provide visual or graphic readout from the data.

Each point would be coded for the following multiple characteristics:

- a. three coordinates to indicate position in the model;
- b. a polarity indicator for directional phenomena;
- c. a substance code for whatever substances are distinguished by the model (water, calcium carbonate, photosynthetic plant, etc);
- d. quantity indications for the substances, if needed;
- e. a surface or non-surface indication (showing whether or not the point occurs at or defines a surface);
- f. an organism, entity, or compartment code for distinguishing the separate units of the model, linked with subroutines governing temporal changes in the entity; and

- g. additional or subsidiary material and phenomena codes, when these can coexist at a particular point, and proximity codes where reactions are to be triggered before actual contact.

Characteristics that are not directly coded, such as form, volume, orientation, size, and distribution, would be shown by the arrangement and number of coded points and their positions in the matrix.

The points are then coded in groups to indicate the elements of the model. A volume of water would be designated by points coded water; those points defining the air-water interface would additionally be coded surface, the rest non-surface. Water is translucent, so additional codes could illustrate the presence of light, its intensity, and direction. Current or wave direction would be indicated by the polarity code (force or speed are basically temporal, and would show as changes in the entity code as the model operates). Dissolved materials would appear as subsidiary material codes and amounts.

Each organism would be described by points coded for the particular species and individual, to the extent that these need to be distinguished in the model. The arrangement of points would give the form of the organism, and the exterior points would be labeled as the organism surface. The cluster of points for each organism would be programmed to behave as a unit for purposes of movement, growth, mortality, etc. The substance(s) of the organism and any subsidiary materials distinguished would also be coded, as well as a polarity if this is involved in growth or movement. The total of all the substance values would give the biomass of the organism.

These point codes would be manipulated by a variety of programs and subroutines, depending on what aspect of the system was being modelled. Growth would involve points coded surface transferring to the next point away from the organism, either uniformly in the case of general growth, or at specific points designated by the polarity indicators. Changes in form would occur similarly. Movement would involve the transposition of the complete set of points designating an organism or entity. Where the resolution of the points is not adequate to indicate an essential feature, an amplifying subroutine, like a magnifying glass, can provide a submodel with greater resolution from which to generalize to the coarser model.

Special routines would be used for light, nutrients, etc. A light direction would be designated relative to the coordinates and the initial points at that side of the model field would be coded "light," perhaps with intensity indicated. The "light" coding would then be transferred in that direction through the model to all points for which the substance code indicated translucency. Absorption would occur at any point of opaque material, leaving "shadows" beyond. Attenuation could be indicated by a loss of intensity at each transfer. Additional refinements could incorporate wavelengths, reflectance, and so forth, if these were needed.

Nutrients could be similarly introduced into the model, transported by water currents until "uptake" at an absorptive surface (so indicated by a combination of surface and organism or substance codes). Nutrient presence, accumulation, depletion, or other change would be shown by appropriate subsidiary codes.

A series of time programs would link the operation of the various routines controlling the dynamics of the system at the temporal scales of interest.

THE SPATIAL MODEL

With these elements, it should be possible to construct in three dimensions a spatial model of an ecosystem such as a coral reef or some part thereof. To keep within present computer limitations, a series of submodels of different reef zones and at different scales could be combined to produce a generalized reef model. Data could be drawn from an actual reef area, or be based on theoretical constructions of typical situations (Dahl, 1973). The constraining substratum would be indicated and benthic organisms situated, followed by mobile organisms and external inputs. Much of the initial construction could be completed by computer using appropriate subroutines and the data points provided.

The initial data block would then be manipulated using the appropriate programs, and the resulting ecosystem parameters or characteristics read out. Values such as biomass, area coverage, frequency, abundance, and distribution could be readily obtained by tabulating or plotting the appropriately-coded points. The amount of illuminated photosynthetic surface under specified conditions, and its diurnal or seasonal variation, would be easy to determine, as would the potential for uptake of specified nutrients. This could then lead to studies of the comparative efficiency of different reef structures or communities under defined conditions of load or stress. Quantitative measures of carrying capacity, competition, or feeding potential could also be derived from the model, as could the results of growth or even the evolution of reef structures over geological time. It would be possible, using a spatial model, to apply theories of island biogeography (MacArthur and Wilson, 1967) to the community level by defining "islands" of substratum or habitat within the reef system and then analyzing rates of colonization and extinction.

One particularly interesting application would be to develop paired spatial and material flow models, with each exercising controls over the other. Compartment values could be linked with the appropriate organism biomasses and materials pools in the spatial model, and the flows between compartments related to appropriate transfers or events. It would thus be possible to tie together primary productivity and illuminated photosynthetic surface, or skeletal deposition and structural

changes in the reef framework. This linkage would provide a more flexible and realistic set of control mechanisms for the flow model and give an output that would lend itself more readily to validation in actual reef situations. It should also produce significant advances in understanding the functional significance of reef forms, structures, and other spatial elements.

With further development, additional complexities could be added, such as the multiple layers of organisms found in many reef habitats. Analyses could be made of alternative evolutionary strategies for reef ecosystems, and of the effects on such systems of various human impacts that might alter the reef structure, eliminate certain organisms, or change inputs of light or materials.

CONCLUSION

The author is not in a position to pursue the development of spatial models at the present time. He therefore offers this conceptual framework in the hope that it will stimulate projects elsewhere. There are still questions as to the capacity of present computer systems to manipulate models of this sort with large numbers of data points. It may be that more simplified special-purpose spatial models will be necessary initially.

However, even the conceptual development of spatial models may help to depict the coral reef ecosystem as a dynamic living "veneer," constantly changing in detail, but maintaining a surprising consistency in the processes of construction, erosion, and community evolution. Such models can also lead to an increasing understanding of the functional and ecological significance of form, structure, behavior, and the use of space.

REFERENCES

- Cohen, D. 1967. Computer simulation of biological pattern generation processes. *Nature* 216:246-248.
- Dahl, A. L. 1971. Development, form and environment in the brown alga Zonaria farlowii (Dictyotales). *Bot. Mar.* 14:76-112.
- _____. 1973. Surface area in ecological analysis: Quantification of benthic coral reef algae. *Mar. Biol.* 23:239-249.
- _____. 1976 (in press). Generation of photosynthetic surface area by coral reef algae. *Micronesica* 12(1).
- Dahl, A. L., Patten, B. C., Smith, S. V., and Zieman, J. C. Jr. eds. 1974. A preliminary coral reef ecosystem model. *Atoll Res. Bull.* 172:6-36.

Lindenmayer, A. 1968a. Mathematical models for cellular interactions in development. I. Filaments with one-sided inputs. J. Theoret. Biol. 18:280-299.

1968b. Mathematical models for cellular interactions in development. II. Simple and branching filaments with two-sided inputs. J. Theoret. Biol. 18:300-315.

MacArthur, R. H., and Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 203 p.

Neushul, M. 1972. Functional interpretation of benthic marine algal morphology, p. 47-70, in: I. A. Abbott and M. Kurogi, eds., Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific. Japanese Society of Phycology, Kobe, Japan.

AN EVALUATION OF CORAL REEF SURVEY METHODS BY COMPUTER SIMULATION

R. A. Kinzie III

INTRODUCTION

A computer program package has been developed to generate simulated coral distributions on a "reef." These "reefs" can be designed to incorporate variations in species number, size of coral heads of each species, and the position of each species in an "hierarchy of aggression" (Lang, 1973). The output from the reef-generating program gives the location and size of each head as well as information for each species. The species information includes cover, average head size, and variability of head size. These "reefs" with known parameters are then "sampled" using simulations of a number of techniques presently used by reef workers. The methods simulated are the chain link method (Porter, 1972, 1974; Loya, 1972); a line-point method with two sampling intensities: 40 points per 10 m and 20 points per 10 m (Roy and Smith, 1971); a point-quadrat method using 25 uniformly placed points in a 1m² quadrat that is placed at three positions along the 10 m transect line; and a count method that simply counts the heads of each species that fall within the three quadrats.

All of these methods except the quadrat-count technique give cover estimates for each species. From field studies, we ranked the cover estimating methods according to effort. The concept of effort includes the time spent under water counting and the work involved in placing the gear on the reef. From most difficult to easiest they are: chain link, point-quadrat, 40 points, and 20 points. The first question we asked was whether there was enough improvement in accuracy in the use of the more difficult methods to justify the added effort (and hence reduced number of transects that could be run in a given amount of time).

The second question we asked was whether there was a significant quadrat-size effect and, if so, whether differences in the densities of corals in quadrats of differing sizes can be used in determining the dispersion patterns of the corals (Morisita, 1959; Grieg-Smith, 1964). Another measure of dispersion patterns was simulated using a number of nearest-neighbor techniques (Clark and Evans, 1954; Pielou, 1960).

METHODS

We generated three series of "reefs" in order to study the estimates of coral cover and coral abundance. The reef parameters we varied were cover, head size, and abundance. Keeping any one of these constant and letting the other two vary, we developed three series: (A) cover of each species constant; (B) head size of each species constant (each of the four species had a mean radius two times that of the next smaller species); and (C) relative head size and abundance were constant while the cover was reduced by a factor of two in each of the "reefs" in the series. The reason for these series was to see if the methods were differentially sensitive to species which might have equal cover but which differed in head size and abundance.

In order to evaluate the dispersion estimates, we generated another series of "reefs" that ranged from uniform through random to clumped. This was accomplished by varying head size, order of placement on the reef, and the degree of "aggressiveness" and hence the spacing of the heads.

Three sets of ten transects using each of the transect methods were run on each of the "reefs." The measure of correctness was how many times out of ten the cover estimate was within $\pm 20\%$ of the correct cover. A mean and standard deviation of correctness were obtained. The variable sized quadrat method used the entire "reef," so it was actually not a "sampling" method. The sample size of the nearest-neighbor technique had to be variable because of the different numbers of coral heads of each species.

RESULTS

The accuracy of all the methods was quite poor. In no case was the accuracy of a cover estimate greater than seven out of ten and usually it was less than five out of ten; that is, estimates of cover were within $\pm 20\%$ of the true value less than five out of ten times. There is a tendency for the smaller, more abundant corals to have their cover estimated more correctly than larger, rarer corals even though both species have equal cover (A "reefs").

At moderate levels of cover all the methods are about equally bad; hence there is little to recommend those methods consuming more time. In addition, utilization of more rapid techniques will allow more transects to be run. While the accuracy of any one of these will be low, the fact that a larger area of the reef under study will be sampled will at least give a more inclusive picture of the reef. If corals are relatively rare (10 to 15% cover), the more time consuming methods do show more sensitivity than the faster techniques. If cover is less than 5%, none of the methods are at all accurate.

The results of the studies on dispersion estimates are less clear. We had no absolute ranking of the dispersion patterns of the corals (see Pielou, 1960), so the differences detected by the methods were not directly testable. However, both methods simulated did rank the species more or less in the way that we predicted, with effects of "aggression" increasing uniformity, and small size combined with last choice of position on the reef causing aggregations. In addition, we had no field information comparable to our studies on cover estimates on the difficulties of the use of the dispersion estimates under water. We are, however, satisfied, that our simulations are reasonable approaches to the actual field techniques.

CONCLUSIONS

When coral species are relatively abundant or have high cover there is little to recommend the more laborious and time consuming sampling methods. In fact, the faster methods are to be preferred, because more transects can be run in the same amount of time--covering a wider area of the reef, thus improving reliability if not accuracy. When species are moderately rare, the more time consuming methods may be justified, and when species are uncommon only very extensive work would be expected to give reasonably accurate results anyway. We are preparing documentation for this program package and will make it available to interested parties. A more detailed discussion of the programs and an extended analysis of the results is presented elsewhere (Kinzie and Snider, in press).

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by NSF Grant No. GA35836.

REFERENCES

- Clark, P. J., and Evans, F. C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecol.* 35:445-453.
- Greig-Smith, P. 1964. *Quantitative Plant Ecology*. (2nd ed.) Plenum Press, New York, London. 256 pp.
- Kinzie III, R. A., and Snider, R. H. In press. A simulation of coral reef survey methods, in: *Handbook of Coral Reef Methods*. D. Stoddart, ed.
- Lang, J. 1973. Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift. *Bull. Mar. Sci.* 23:260-279.
- Loya, Y. 1972. Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.* 13:100-123.

- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kyosho Univ. (Ser. E) 2:215-235.
- Pielou, E. C. 1960. A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. J. Ecol. 48:575-584.
- Porter, J. W. 1972. Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panama. Bull. Biol. Soc. Wash. 2:89-116.
- _____ 1974. Community structure of coral reefs on opposite sides of the Isthmus of Panama. Sci. 186:543-545.
- Roy, K. J., and Smith, S. V. 1971. Sedimentation and coral reef development in turbid water: Fanning Lagoon. Pac. Sci. 25:234-248.

SCLEROCHRONOLOGY: A DATA SOURCE FOR REEF SYSTEMS MODELS

R. W. Buddemeier

INTRODUCTION

Ecosystem modelling necessarily deals with time-dependent data: fluxes, rates, concepts of stability, and so forth. This aspect of ecology separates quantitative and predictive science from its descriptive precursors; this area also presents the greatest experimental difficulties. Few systems have been thoroughly monitored over time periods comparable to the lifetimes of their longest-lived major components; similarly, it is unusual to find adequate data on all phases of seasonal, diurnal, and other cycles. As a result, much modelling is done with an implicit steady-state assumption and with assumed "average" values. Although these assumptions run counter to the common observations that few systems are in long-term equilibrium and extremes are likely to be more important than means in shaping the long-term characteristics of an ecosystem, it is a limitation imposed by the difficulty of developing an adequate data base from real-time observation.

Retrospective analysis of environmental conditions or organism growth is a field pioneered by the dendrochronologists; the purpose of this paper is to review and analyze the extent to which growth patterns may provide useful data for modelling efforts in coral-reef ecosystems.

To be of maximum utility, an organism must show growth patterns with a known and reliable time base, be capable of relation to a specific location or environment, and have a lifetime (and pattern period) long enough to provide a worthwhile extension of feasible real-time observations. Although many organisms show growth patterns of some sort, these criteria reduce the presently available selection to two groups: Molluscs, particularly the tridacnid clams (Bonham, 1965; Panella, 1975); and hermatypic corals. Of these, the corals are by far the more widely distributed and extensively investigated, and will be the sole class of organisms specifically discussed in this paper. It should be kept in mind, however, that many of the observations may also apply to other organisms whose growth patterns remain to be investigated.

AGE AND GROWTH RATE DATA

It is now well established that many reef corals have skeletal density variations with annual periodicity (Knutson et al., 1972; Buddemeier et al., 1974; Moore and Krishnaswami, 1974; Macintyre and Smith, 1974; Dodge and Thomson, 1974); skeletal density bands with

lunar periodicity (Buddemeier and Kinzie, 1975) have also been reported, but are not yet established as a reliable internal chronometer. The daily growth increments reported by Barnes (1972) appear to be too unreliable to serve as more than a secondary confirmation of other chronologies.

One of the most unequivocal uses of growth patterns is the determination of growth rates, ages and age-size relationships. The distribution of ages in a community (among both the living and the dead but persisting members) as a function of species and microenvironment provides another dimension for the study of population dynamics and community structure development. The ability to establish valid age-size relationships by representative growth pattern analysis provides novel opportunities for placing descriptive surveys on a temporally quantitative basis.

Average colony growth rates are another parameter of potential interest for coral reef system models. These rates reflect competitive strategies and their probable success, provide a basis for intra-community niche comparison, and may be compared with the fairly extensive literature on coral growth rates (Buddemeier and Kinzie, 1976) to provide information about the general suitability of the growth environment or specific, potentially growth-controlling, environmental factors. Additionally, growth rates in conjunction with skeletal density and composition analysis provide information on calcification rates, and skeletal studies may also be used to determine rates of bioerosion.

GROWTH PATTERN ANALYSIS

Interest in the potential significance of the observed variability in the approximately annual growth band dimension was stimulated by the example of dendrochronology, wherein systematic pattern variations have been used to construct geographically extensive master chronologies and to reconstruct past climatic variations. The hope has thus been raised that sclerochronology (analysis of exoskeletal growth patterns) might provide similar capabilities in the marine environment.

To date, results have not been completely clear-cut; while individual traumatic events have been shown to be recorded in coral skeletons (Macintyre and Smith, 1974; Moore and Krishnaswami, 1974), only a few attempts at correlation of growth patterns with each other or with environmental records have been made. In a preliminary survey based on growth bands in corals from Enewetak Atoll, Buddemeier *et al.* (1974) found no master pattern correlation. Dodge and Thomson (1974) showed dimensional and density pattern correlations in corals from Bermuda; these two sets of results suggest that external growth control and pattern correlations are more likely to be documented in environments which are marginal in terms of the optimum conditions for coral growth and which show substantial variability. The question of what environmental parameters control growth pattern formation remains a subject for debate and experimentation. Aller and Dodge (1974) have shown that

sedimentation can affect the average growth rates of corals; Weber and White (1974; in press) have demonstrated similar effects for temperature in field studies, as have Clausen and Roth (1975) in the laboratory. Buddemeier (1974) has suggested that seasonal light variations may be a factor in locations where water temperatures remain within the optimum range throughout the year. In general, this is an area of research which shows promise, especially in marginal or stressed environments, but in which much more work will be required to determine whether coral growth patterns can serve as more than a qualitative indicator of non-specific environmental conditions.

SKELETAL COMPOSITION

Interpretation of the isotopic, mineralogical, and chemical composition of coral skeletal carbonate in terms of the conditions of the external environment at the time of deposition is at once one of the most promising and most problem-ridden uses of sclerochronology. If skeletal composition can be calibrated in terms of ambient conditions, then band-dated samples would permit reconstruction of environmental records; and this information might permit further refinement in interpretation of the band pattern variations.

Detrital inclusions within the skeleton have been used to identify times and natures of alterations in the sedimentation pattern (Barnard et al., 1974; Moore and Krishnaswami, 1974). It also seems likely that corals function as reliable samplers for many dissolved materials in the water. This fact has been most thoroughly demonstrated for various natural and artificial radionuclides (Knutson and Buddemeier, 1973; Moore and Krishnaswami, 1974; Dodge and Thomson, 1974; Noshkin et al., 1975), and the implication is strong that many other trace or minor elements should be similarly "sampled." However, the mechanism for this sampling remains unclear; working with some of the same samples analyzed by Noshkin et al. (1975), Levy et al. (1975) found that the heavy nuclides were concentrated in "hot spots" rather than distributed uniformly through the skeletal band. This could be due to incorporation of detrital particles or (less likely) to patchiness of calcification in the presence of rapidly fluctuating concentrations of the dissolved species. In either event, further investigation is indicated before assuming that small coral samples necessarily represent short-term ambient water characteristics.

Other skeletal composition factors which have been investigated include Sr/Ca ratios (Weber, 1973; Houck, 1975), Mg/Ca ratios (Weber, 1974a; Houck, 1975), ^{13}C content (Land et al., 1975; Weber and Woodhead, 1970; Weber, 1974b; Walsh, 1975) and ^{18}O content (Weber and Woodhead, 1970, 1972; Walsh, 1975). While there may be slight environmental effects on Sr and Mg content, it seems safe to say that these parameters promise to yield little information of utility to modellers, at least in the near future.

The stable isotope studies of corals are somewhat more controversial. It seems clear that the ^{18}O content is related to the water temperature at the time of calcification and that ^{13}C content is related to photosynthetic activity. However, these relationships are not simple, consistent, or even monotonic. Position within the colony, calcification rates on a microstructural level, and other factors appear to affect isotopic compositions; and those trends which have been established have uncertainty levels high enough to require analysis of a very large number of samples in order to establish reasonable confidence levels.

Although not without promise, all skeletal composition parameters appear to suffer from the same complications when viewed as potential environmental indicators. The calcification process of the corals is sufficiently complicated and dynamic that all of the skeletal constituents move through several metabolically controlled steps, often with a significant time lag between uptake and deposition (Cooksey and Cooksey, 1972; Chalker, 1975). Environmental conditions such as light and temperature undoubtedly affect different stages of the calcification process in different ways. The responses are further complicated by species and individual differences in corals and by specific adaptation to microenvironmental conditions. All in all, the stable isotopic composition of coral skeletons shows some promise and potential, but a great deal of further work is required to make such measurements reliably useful as environmental indicators.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

From the foregoing it can be seen that retrospective studies of coral skeletons can directly and rather unequivocally provide information on coral ages and growth rates, and on certain aspects of water chemistry and sedimentation at the time of skeletal deposition. It seems likely that growth pattern analysis can yield some index of general environmental variability and suitability for coral growth. It is possible that the combination of skeletal composition and growth pattern analysis will eventually permit quantitative retrieval of some types of environmental data. An optimistic view of this potential is presented by Weber *et al.* (1975); however, this possibility is still far from being realized.

An important point is the need for feedback of information from those interested in time-dependent reef ecosystem modelling to those researchers interested in growth pattern studies of corals and other organisms. Viewed from a narrowly "coral research" point of view, there are many interesting problems; if some of those problems have broader ramifications than others, it is up to the potential users of the data to communicate their needs to the potential data producers.

REFERENCES

- Aller, R. C., and Dodge, R. E. 1974. Animal-sediment relations in a tropical lagoon--Discovery Bay, Jamaica. *J. Mar. Res.* 32:209-232.
- Barnard, L. A., Macintyre, I. G., and Pierce, J. W. 1974. Possible environmental index in tropical reef corals. *Nature* 252:219-220.
- Barnes, D. J. 1972. The structure and formation of growth ridges in scleractinian coral skeletons. *Proc. Royal Soc., London (B)* 182:331-350.
- Bonham, K. 1965. Growth rate of giant clam Tridacna gigas at Bikini Atoll as revealed by radioautography. *Science* 149:300-302.
- Buddemeier, R. W. 1974. Environmental controls over annual and lunar monthly cycles in hermatypic coral calcification. pp. 259-267, in: *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Vol. 2. Great Barrier Reef Committee, Brisbane.*
- Buddemeier, R. W., Maragos, J. E., and Knutson, D. W. 1974. Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 14:179-200.
- Buddemeier, R. W., and Kinzie, R. A. 1975. The chronometric reliability of contemporary corals. pp. 135-147, in: *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation.* G. D. Rosenberg and S. K. Runcorn, eds. John Wiley and Sons, London.
- _____. 1976. In press. Coral Growth. In: *Annual Reviews of Oceanography and Marine Biology*, H. Barnes, ed. George Allen and Unwin, Ltd., London.
- Chalker, B. E. 1975. Calcification, metabolism and growth by the staghorn coral Acropora cervicornis. Ph.D. Dissertation, Univ. of Miami. 97 pp.
- Clausen, C. D., and Roth, A. A. 1975. Effect of temperature and temperature adaptation on calcification rate in the hermatypic coral Pocillopora damicornis. *Mar. Biol.* 33:93-100.
- Cooksey, K. E., and Cooksey, B. 1972. Turnover of photosynthetically fixed carbon in reef corals. *Mar. Biol.* 15:289-292.
- Dodge, R. E., and Thomson, J. 1974. The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic and Caribbean. *Earth and Planetary Science Letters* 23:313-322.
- Houck, J. E. 1975. Environmental effects on the elemental composition of scleractinian corals. M.S. Thesis, Dept. of Chemistry, Univ. of Hawaii, Honolulu. 100 pp.

- Knutson, D. W., Buddemeier, R. W., and Smith, S. V. 1972. Coral chronometers: seasonal growth bands in reef corals. *Science* 177:270-272.
- Knutson, D. W., and Buddemeier, R. W. 1973. Distribution of radio-nuclides in reef corals: Opportunity for data retrieval and study of effects. pp. 735-746, in: *Radioactive Contamination of the Marine Environment*. International Atomic Energy Agency, Vienna.
- Land, L. S., Lang, J. C., and Smith, B. N. 1975. Preliminary observations on the carbon isotopic composition of some reef coral tissues and symbiotic zooxanthellae. *Limnol. Oceanog.* 20:283-287.
- Levy, Y., Miller, D. S., Friedman, G. M., and Goter, E. R. 1975. Fission-track study of the uranium bio-geochemistry in carbonates of Bikini and Enewetak Atolls. Progress Report, ERDA Contract E(11-1)-3462. Dept. of Geology, Rensselaer Polytechnic Institute.
- Macintyre, I. G., and Smith, S. V. 1974. X-radiographic studies of skeletal development in coral colonies. pp. 277-287, in: *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium*, Vol. 2. Great Barrier Reef Committee, Brisbane.
- Moore, W. S., and Krishnaswami, S. 1974. Correlation of x-radiography revealed banding in corals with radiometric growth rates. pp. 269-276, in: *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium*, Vol. 2. Great Barrier Reef Committee, Brisbane.
- Noshkin, V. E., Wong, K. M., Eagle, R. J., and Gatrousis, C. 1975. Transuranics and other radionuclides in Bikini lagoon: Concentration data retrieved from aged coral sections. *Limnol. Oceanog.* 20:729-742.
- Pannella, G. 1975. Palaeontological clocks and the history of the earth's rotation. pp. 253-284, in: *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, G. D. Rosenberg and S. K. Runcorn, eds. John Wiley and Sons, London.
- Walsh, T. W. 1975. The carbon and oxygen stable isotope ratios of the density bands recorded in reef coral skeletons. M. S. Thesis, Dept. of Chemistry, Univ. of Hawaii, Honolulu. 83 pp.
- Weber, J. N. 1973. Incorporation of strontium into reef coral skeletal carbonate. *Geochim. Cosmochim. Acta* 23:2173-2190.
- _____. 1974a. Skeletal chemistry of scleractinian reef corals: Uptake of magnesium from seawater. *Am. J. Sci.* 274:84-93.

1974b. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios as natural isotopic tracers elucidating calcification processes in reef-building corals. pp. 289-298, in: Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium. Great Barrier Reef Committee, Brisbane.

Weber, J. N., and White, E. W. 1974. Activation energy for skeletal aragonite deposited by the hermatypic coral Platygyra spp. Mar. Biol. 26:353-359.

In Press. Long-term growth rate data for the Caribbean reef corals Montastrea annularis and Montastrea cavernosa by skeletal x-radiography. Proceedings, Seventh Caribbean Geological Conference.

Weber, J. N., White, E. W., and Weber, P. H. 1975. Correlation of density banding in reef coral skeletons with environmental parameters: The basis for interpretation of chronological records preserved in the coralla of corals. J. Paleobiol. 1:137-149.

Weber, J. N., and Woodhead, P. M. J. 1970. Carbon and oxygen isotope fractionation in the skeletal carbonate of reef-building corals. Chem. Geol. 6:93-117.

1972. Temperature dependence of oxygen-18 concentration in Reef coral carbonates. J. Geophys. Res. 77:463-473.

ENERGY EXCHANGE IN CORAL REEF ECOSYSTEMS

A. A. Benson,¹ J. S. Patton,¹ and S. Abraham²

INTRODUCTION

Marine productivity begins with photosynthesis of metabolic intermediates and storage of energy-rich compounds. Of these, the lipids possess the most energy on a weight basis, they provide the greatest buoyancy on a volume basis, and they provide for the energy needs of the organism over a long time basis.

The major energy content of photosynthetic diatoms or dinoflagellates lies in the amphipathic lipids of their chloroplast lamellar membranes. The electron microscope reveals membranes as double dark lines in osmium-stained sections. These are actually "energy pictures" of the cell because it is the lipids of membranes which stain most effectively. The chloroplasts of algae, then, produce and contain their most valuable energy stores. In many cases the blue light environment of the sea engenders chloroplast replication (Vesk and Jeffrey, 1974) and thereby accumulation of the polyunsaturated galactolipids of their lamellar membranes. Lipid production and utilization are dominant in the metabolism of both marine plants and animals.

The density of lamellar lipoprotein is over 1.20, and were it not for a regulatory relationship in algae, one might expect such dense organisms to sink into darkness. Nakamura and Yamada (1975) have observed that the light intensity required by algae for lipid synthesis from acetate is lower than that required for photosynthesis with carbon dioxide. This relationship must provide the avenue for phytoplankton to return themselves to light levels supporting further CO₂ fixation. Synthesis of fatty acids leads to triglyceride accumulation as oil globules with densities of 0.89, whereas the acetate is derived from the cell's metabolites and structures having densities up to 1.23. Condensation of acetate molecules to produce fatty acids utilizes ATP and NADPH produced in the light by the photosynthetic apparatus. The fact that optimum light intensity for fatty acid synthesis by condensation of acetate was lower than that for CO₂ fixation indicates that there may be limiting factors for CO₂ fixation different from those for fatty acid synthesis. Nature appears to have designed a mechanism for protection of her photosynthetic organisms from starvation and demise in the depths of the sea. The non-photosynthetic organisms of the depths, too, maintain well-developed reserves of lipid which insure survival in a world where their probabilities as predators are low.

¹ Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California, USA

² Director, Bruce Lyon Memorial Research Laboratory, Children's Hospital Medical Center, Oakland, California, USA

WAX PRODUCTION IN COLD WATERS

Energy reserves of cold water animals include two major lipid types. Both have relatively the same energy contents, densities, and viscosities, but they differ strikingly in their availability to the metabolic systems. These are the triglycerides (fats) and the fatty acid esters of long chain alcohols (waxes) (Benson and Lee, 1975). By selecting two substances for energy storage, animals which may have to survive long periods of starvation have an important advantage. They can more carefully regulate their fuel supply with a rapid (fat) metabolism and a slow (wax) metabolism. Throughout Nature there appear examples of two-level regulation (insulin-glucagon somatostatin calcitonin-parathormone, glycogen (amylopectin) - amylose, etc.). Copepods of cold waters accumulate both wax ester and triglyceride which provide them with the potential for regulation of fuel consumption (Lee *et al.*, 1971), necessary for survival in polar or abyssal waters. The lipid content (64% dry wt basis) of the eggs of the copepod Euchaeta japonica for example, (Lee *et al.*, 1974) includes 58% of wax ester. This provides the naupliar stages 1 to 6 and the copepodite I with almost all of their energy supply.

The polyunsaturated fatty acids of phytoplankton lamellar lipids are converted by copepods to triglycerides and to wax esters. Up to 70% of the animal's dry weight may be wax ester in the case of Calanus plumchrus of British Columbia (Lee, 1974b) and C. hyperboreus of the Arctic Ocean (Lee, 1974a, 1975a); these animals must survive nearly ten months and considerable activity without further food. Although the mechanisms for synthesis and storage of wax are not yet clearly delineated, the work of Holtz *et al.*, (1973); Sargent and Lee (1975); Gatten and Sargent (1973); Sargent *et al.*, (1973); Sargent and McIntosh (1974); Sargent, Lee, and Nevenzel (in press) demonstrated that wax esters are synthesized *de novo* in copepods and other marine animals which accumulate wax ester. These are not passed through food chains (Lee and Puppione, 1972) but are hydrolyzed and oxidized directly or utilized for construction of new lipid molecules by metabolic processes in each predator. Usually the polyunsaturated fatty acid moieties are conserved by the predator and, as in the case of Pacific Salmon, incorporated into phospholipids of essential membrane systems such as that of their erythrocytes. The fatty alcohol, being more saturated, is less essential and more likely to be oxidized to the corresponding fatty acid and then further degraded by metabolic transport and oxidative processes.

WAX STRUCTURE AND BIOCHEMISTRY

The term "wax" has long been used to describe substances with properties of bee or plant waxes. They are chemically very different from "paraffin wax" which possesses some similar properties. Natural waxes are esters comprised of long chain fatty alcohols esterified by a long chain fatty acid (Nevenzel, 1970). The simplest and most

widespread wax ester is cetyl palmitate so named because of early recognition of cetyl alcohols in cetacean oils and of palmitic acid from palm oils. Both are saturated C₁₆ compounds.

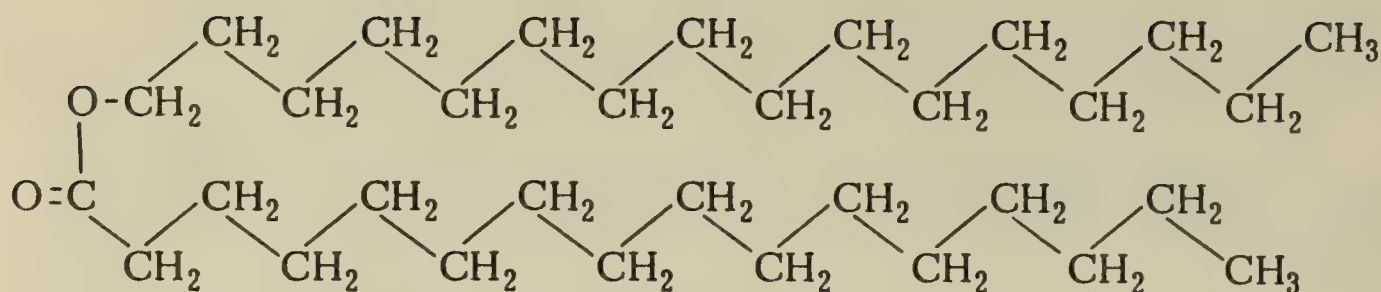
Cetyl palmitate (Figure 1) (melting point, 50-50.5°C) differs from the polyunsaturated wax esters of copepods which may have up to ten double bonds and therefore are liquids near zero degrees in marine organisms.

Storage fats on the other hand (Figure 2), are similarly liquid or solid but are triesters of glycerol instead of a single long chain alcohol.

It can be seen that the linkages of both type of esters are similar but that some physical properties of the two will be dramatically different. Densities of the two are very nearly the same. Accessibility of the hydrophilic ester groups, each with two oxygen atoms, to enzymatic attack will be very different. The wax has an oxygen atoms to fatty chain ratio of 2:2 while the triglycerides have a corresponding ratio of 6:3, a difference of 300%! The surface properties of the two reflect this difference, especially when the oils are immersed in water which can interact only with their oxygen atoms by hydrogen bonding. The six oxygens of the triglyceride have a far greater tendency to be exposed to the aqueous phase than the two oxygen atoms of the wax ester. It is not surprising that lipase enzymes act ten times faster on triglycerides than they can on the same types of bonds in wax esters. Utilization of wax in marine organisms requires adaptations to facilitate attack at the relatively hydrophobic surface of the wax. It is such properties of wax esters which contribute to their unique lubricant and surface adhesive properties long appreciated by watch-makers and cosmetics formulators.

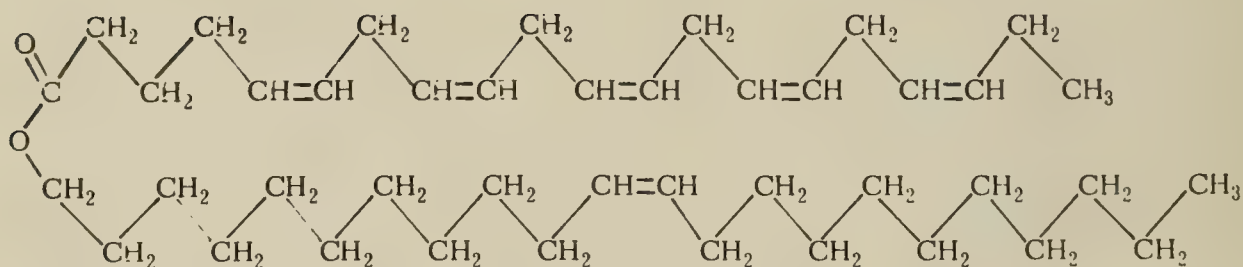
TROPICAL WATERS

Wax and triglyceride accumulation in copepods of tropical waters (Lee and Hirota, 1973; Lee et al., 1971) revealed their difference from related zooplankton of arctic and temperate seas and the colder mesopelagic and bathypelagic zones in the lower latitudes. Wax accumulation was related to the animal's need for fuel during long starvation periods, whether they be the result of unproductive seasonal periods or of the low probabilities of finding food in the cold depths. Zooplankton in subtropical and tropical regions have a more constant and reliable source of food. Although the standing stock of food is known to be low, the supply is constant and the grazers need store less energy than those in the high latitudes. Epipelagic (upper 250 m) copepods accumulated 3-37% (median, 14%) of lipid containing a trace of wax ester, while deep-living species accumulated 18-68% (median, 29%) lipid containing 11-72% (median, 63%) wax ester. Most epipelagic tropical copepods, with the exception of Calanus, Euchaeta, and Eucalanus, did not possess oil sacs for wax ester storage. Consistent with these conclusions was the

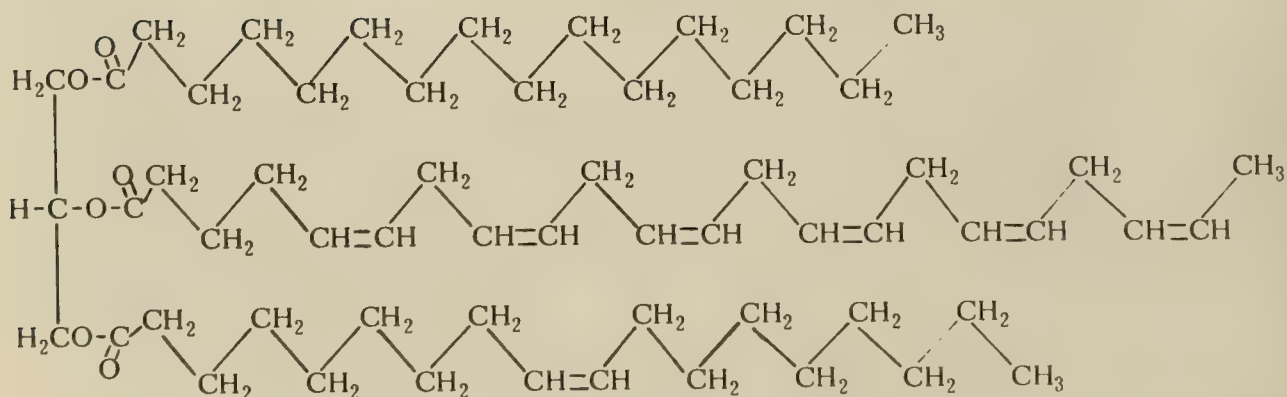


'Coral Wax' , Cetyl palmitate , C₃₂

Figure 1. Cetyl palmitate, coral wax ester.



WAX ESTER C₄₂ 20:5 Acid, 22:1 Alcohol



TRIGLYCERIDE 16:0, 22:6, and 18:1 Fatty Acids.

Figure 2. Typical polyunsaturated wax ester and triglyceride structures found in the British Columbia copepod, Calanus plumchrus.

observation by Lee (1975b) that the parasitic copepods associated with marine fishes do not accumulate wax esters. Their constant food supply apparently makes wax storage unnecessary for such copepods.

Most tropical waters possess nutrient levels considered "unproductive," and although effective light levels may penetrate up to 500 meters, phytoplankton populations are severely limited by low prevailing levels of phosphorus and nitrogen compounds. Pilson's (1974) recognition of adaptations to the low phosphate levels (Johnson and Pilson, 1972) of tropic waters dramatically emphasized the obstacles to productivity. Sargasso sea waters having phosphate levels of the order of 10^{-8}M contained arsenate in levels of 10^{-6}M . Both are known to be transported through cell membranes by the same mechanisms, and arsenate is an effective inhibitor of photosynthetic carbon dioxide reduction and phosphorylation. Marine bacteria (Johnson, 1972) and corals (Pilson, 1974) have found effective solutions to the problem by evolution of processes for reduction of the arsenate to arsenite. In doing so, the corals may even have learned to produce phosphite from phosphate with which to synthesize their ubiquitous phosphoric acid analogs of the phospholipids (phosphate derivatives).

With ammonia and nitrate concentrations as low as 10^{-8}M and vanishingly low phosphate levels, it is no wonder that the principles of thermodynamics have guided the evolution of systems capable of survival and productivity. To concentrate nutrients from sea water levels to those in living cells involves considerable work. The minimum effort would be described as $\Delta G = -RT \ln \frac{C_{\text{sw}}}{C_{\text{cell}}}$. This reduces to an effort on

the part of the algal cell approximating 20 minutes of maximal photosynthesis to collect its N and P.

"Entropy of dilution" is a term used by Lewis and Randall to quantify the work wasted when a solute is dispersed into a solution. By avoiding loss of N and P, corals and some other reef organisms have learned to avoid this waste and thereby to conserve their available capabilities for growth and ecological accomplishments.

The work of Muscatine and his collaborators has revealed the coral's capabilities in avoiding "the entropy of dilution" of ammonia. Instead of excreting ammonia into the sea where it would require a free energy expenditure of 10.9 Kcal/mole for ammonia to be reconcentrated for the cells needs, the zooxanthellae avidly absorb the animal's ammonia and convert it to alanine and other protein components of use to both plant and animal.

Phosphate, too, becomes a conserved commodity. Although phosphate is usually associated with insoluble organic and inorganic structures, its preservation dispersal is deftly avoided by most organisms. Their phosphorus, largely concentrated in bones and membranes, appears to be transferred from producer to predator in a solid state with minimal danger of dilution by the sea. Membrane phospholipids secreted by mucus of many organisms are carefully collected by others which reuse its phospholipid components. The countless mucus feeders, from fish

cutaneous mucus to that exuded by corals, sponges and most other organisms, collect and use the phosphate which might otherwise be lost to "entropy of dilution." It appears axiomatic that dilution with the sea is scrupulously avoided in the nutrient-poor waters of tropic seas and that the most scrupulous species can be the most productive.

Algal symbiosis provides tropical animals with many mechanisms for insuring success. The internal energy source, alone, is exceedingly important, but the adaptations for survival only begin there. The energy conservation inherent in nutrient and product exchange between host and alga is a most elegant example of thermodynamic efficiency.

LIPID AS A MEDIUM FOR METABOLIC ENERGY EXCHANGE

Most growing algae contain 3% lipid on a dry weight basis. The amount is small compared to normal levels of protein and the diurnally fluctuating levels of polysaccharides. Under conditions of nitrogen stress or heterotrophic growth on substrates other than carbon dioxide, algae often accumulate globules of lipids. These "osmiophilic globules" observed in fixed and stained sections with the electron microscope can possess many times as much available energy as the rest of the cell's contents. The long chain hydrocarbon components of the fatty acids of the lipids possess 11.15 Kcal per gram of CH_2 and certainly are the most compact and buoyant of all sources of metabolic energy (Table 1).

Lipids are neither water-soluble nor low molecular weight, but since the complex lipids make up half or more of the cell's membranes they are exposed to the environment. They are thus accessible to predatory proteins capable of clearing or converting them. The coral host therefore has a source of fatty acid or lipid in contact with its lipolytic enzymes. Although no direct evidence of such attack is available, it is known that zooxanthellae become "leaky" upon exposure to the animal enzymes. This phenomenon is consistent with the presumption that the structure of zooxanthellar membranes is affected by their environment.

WAX ACCUMULATION IN HERMATYPIC CORALS

Corals have long been known as sources of neutral lipid (Silliman, 1846). When extracted by organic solvents, the wax crystallizes upon evaporation of the solvent. When corals are heated in water, wax floats to the surface. The wax ester structure of this lipid was recognized by Lester and Bergmann in 1941 (Figure 1). More recent studies have revealed the presence of other simple wax esters in related organisms such as myristyl myristate in the tropical anemone, Condylactis gigantea. Appropriate values for wax content of corals are not available, because there has been no accepted form from which the data might be compared. The wax content of coral tissue must be stated in terms of the amounts of coral tissue present. Either protein content or algal chlorophyll content could be used for a base, and the result could be given in terms

Table 1. Energy content and densities of marine metabolic energy sources.

Energy Source	Kcal/gram	Density g/cc
Hydrocarbon (21:6)	10.2	0.78
Lipid (wax ester, sperm oil)	10.0	0.88
Lipid (triglyceride, lard)	9.3	0.93
Protein	5.8	1.4
Carbohydrate	4.1	1.28
Seawater	-	1.025

of grams wax ester per gram chlorophyll. The amount of cetyl palmitate recoverable from Goniastrea retiformis (Lamk) was approximately 3 mg/cm² coral surface (Benson and Muscatine, 1974). It is obvious that wax contents based upon wet weights of coral would be misleading or useless.

The massive storage of wax ester in eggs and nauplii of Euchaeta japonica (Lee et al., 1974) provides for energy requirements of growth and development. It seems probable that coral planulae, too, may contain wax ester derived from their parent to maintain the organism until its own symbiotic metabolism is established. Although planulae have not been examined for wax ester content, it seems reasonable to expect that their copious oil globules may indeed be stores of wax ester.

WAX UTILIZATION BY CORAL FEEDERS

For several years we have been studying the digestion of wax by a variety of marine organisms. A comparative study of wax ester digestion by reef fish showed that oxidation of wax alcohol occurs rapidly in the intestine and the resulting fatty acid is incorporated into typical acyl lipids (Patton and Benson, 1975). In this study wax was assimilated well only when it was of high specific activity and accompanied by unsaturated triglyceride. A timed feeding study with live anchovies, whose diets were rich in wax, showed that digestion and absorption of triglyceride occurred four times faster than wax (Patton et al., 1975). Additional in vitro studies using intestinal fluid also showed slow hydrolysis of wax.

One fact has become eminently clear--wax ester is a difficult compound to digest even for those species whose diets include considerable amounts of wax. Biochemists and physiologists have long studied the pancreatic enzyme that digests fat in terrestrial animals. This enzyme, pancreatic lipase, will hydrolyze wax but at a rate 10-20 times slower than its rate on typical fat (triglyceride). Reasoning that terrestrial animals encounter little dietary wax, we sought to find a "wax lipase" in fishes which consume a lot of wax. We discovered a major fat-digesting enzyme in fish and showed that a fat digestion in a vertebrate can be accomplished by an enzyme other than pancreatic lipase (Patton et al., 1975; Patton, 1975a and b; Patton et al., in press). This unique lipase does not cleave wax any better than the classic pancreatic lipase, although it does hydrolyze esters of polyunsaturated fatty acids which are so abundant in marine organisms. Numerous attempts to facilitate wax hydrolysis by both lipases have been unsuccessful. Commercially available lipases from microorganisms are also poor wax digestors. Thus, although wax esters yield as much or more energy than triglycerides upon combustion, their physical properties appear to impose limitations on their rapid utilization.

Even though no specific "wax lipase" seems to exist, coral reef grazers and other wax-eating fish still have at least three digestive strategies for exploiting the hard-to-digest wax. (1) They can increase the amount of digestive lipases secreted into the intestine, and/or (2)

they can increase the time food is exposed to digestive enzymes, and/or (3) they can increase the amount of food taken in. Coral grazers are fortunate in this last regard as they really do have unlimited food supply. Varying degrees and combinations of these three strategies show up in different fish species.

Internally, the most distinctive characteristic of coral grazers is the absence of a stomach. Acidic conditions in any region of the alimentary tract would create gas problems for an organism ingesting quantities of CaCO_3 . The intestines of the triggers, puffers and filefish are coiled unbranched tubes. Pieces of intact coral pass intact and lose only their surface coat of living tissue. The parrotfish possesses a unique digestive system, large chunks of coral are pulverized by a pharyngeal mill in the rear of the oral cavity, the crushed coral then enters a coiled intestine which appears like a long string of pouches. Gut contents cannot be extruded because of restricted connection between the pouches. A ligament runs the length of the intestine and serves as a support for the massive system of "stomachs." As compared to other coral eaters, the distinctive morphology of the parrotfish gut increases the surface area of absorption and greatly prolongs the residence time of food particles. Among fish it is one of the most unusual systems observed and may account for the great size attained by parrotfish compared to other reef grazers. Whereas the triggers, puffers and filefish have relatively high lipolytic activity in the intestinal fluid, the parrotfish contents show only weak lipolytic activity (Patton, 1975b; Letourneuk and Bagnis, 1973).

Pelagic filter-feeding fish like the anchovy, whose diet consists of wax-containing copepods, face a fluctuating, unpredictable food supply. In addition to high levels of lipase, these fish possess numerous blind pouches extending from the alimentary tract; these greatly prolong the residence time of food. We feel that these pyloric caeca have arisen during fish evolution as a direct consequence of high wax diets.

Acanthaster ellisii and A. planci digestive tissues hydrolyzed wax ester and triglyceride much more rapidly than those of other asteroid species studies (cf. Endean, 1973; Yamaguchi, 1973). The rate of wax ester hydrolysis, however, appears to be less in these animals than that for triglyceride hydrolysis. The study of Benson et al. (1975) with A. ellisii gave hydrolytic yields which indicated more rapid wax hydrolysis. Subsequent experiments with the same species yielded results indicating greater triglyceride hydrolysis. In one other study with a mollusc, (Patton and Quinn, 1973) wax was hydrolyzed at 1/10 the rate of triglyceride by the digestive lipases.

In conclusion, there appears not to be a specific wax lipase. The classic pancreatic lipase and the newly described shark nonspecific lipase both hydrolyze wax very slowly compared to typical fat. This apparent inaccessibility of the wax ester linkage to enzymic cleavage has profound implications to the biology of marine organisms. Thus a copepod with energy reserves of both triglyceride and wax ester quickly

depletes the triglyceride during starvation, then exists by slow depletion of its wax reserve until another plankton bloom occurs (Lee *et al.*, 1971). The occurrence of wax in coral, however, remains a mystery and it is not known whether corals possess a specific wax lipase.

ALGAL PHOTOSYNTHESIS AND PHOTORESPIRATION

Like all photosynthetic plants, coral zooxanthellae fix carbon dioxide by condensation with ribulose diphosphate in a process (Figure 3) catalyzed by a major protein of the plant. This protein, "Fraction I Protein" or ribulose diphosphate carboxylase, binds the substrate and either carbon dioxide or oxygen with an effective avidity ratio of 4:1. Since marine concentrations of carbon dioxide are relatively constant and that in intra-chloroplast oxygen is higher in the high light intensity environment of reef corals, the effect of photorespiration in reducing photosynthetic yields is greater than for algae living at lower intensities.

The reaction between oxygen and ribulose diphosphate yields phosphoglycolate which passes from the chloroplast with concomitant dephosphorylation to the cell's peroxisomes where it is oxidized to glyoxylate with oxygen consumption and then in the forms of glycine or serine is oxidized further by mitochondria. The extent of photorespiration in zooxanthellae was examined by Tolbert *et al.* (1976) and by J. E. Burris (personal communication). Such internal cycles of respiration and photosynthesis are evaluated only with difficulty but may involve half of the carbon reduced by photosynthesis. Evaluation of glycine-serine fluxes from zooxanthella to host have not been made, but these fluxes are an order of magnitude smaller than that of alanine. The exchange of alanine from photosynthetic source to the sites of transamination and further carboxylation of the pyruvate to oxalacetate resembles the efficient process adopted by C₄ plant species denoted as "PCK-Type" and "NAD-ME-Type" by Hatch (1975). Present evidence does not preclude carbon dioxide transport by malate or aspartate from host to zooxanthella. The modified transport capabilities of the *in situ* zooxanthellae must be examined in the light of the classic works by Hatch and Slack on the transport processes of C₄ photosynthesis. Photorespiration in C₄ plants (sugar cane, etc.) is reduced to a minimum by concentration of CO₂ at the site of ribulose diphosphate carboxylation. The carbon dioxide is transported in the form of the β -carboxyl groups of malic or aspartic acids from their cytoplasmic sites of synthesis to the sites of release of carbon dioxide by specific enzymatic decarboxylation.

The products of zooxanthellar photosynthesis which may be translocated readily to the coral cannot include the high molecular weight substances widely used by animals. Proteins and polymeric carbohydrates are not likely to be excreted by algae. The low molecular carbohydrates, glycerol, glucose, and maltose, however, were recognized by Muscatine (1967) as "energy carriers" from zooxanthella to host. Likewise the low molecular weight protein component, alanine, is also exuded by the

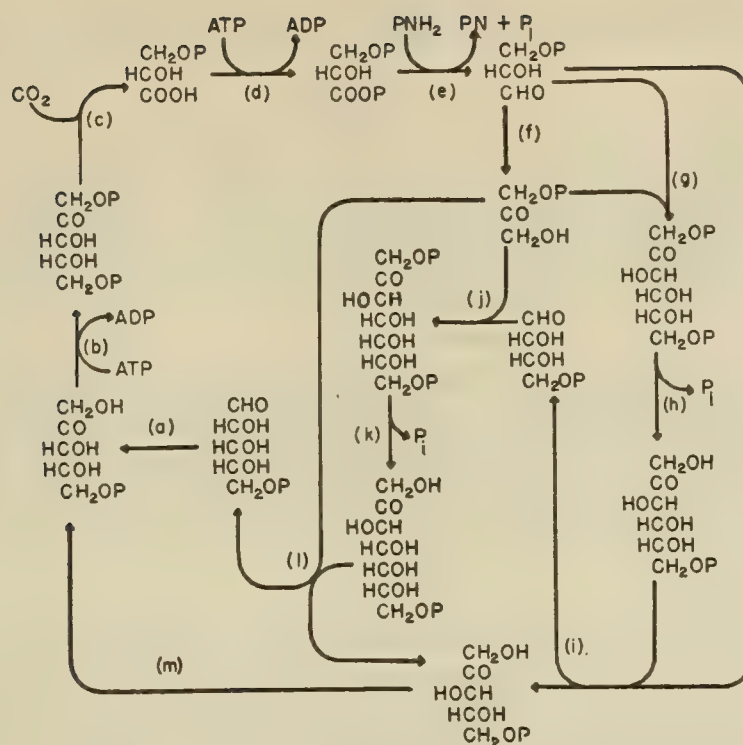


Figure 3. Photosynthetic CO₂ reduction cycle.

CORAL SYMBIOTIC SYSTEM

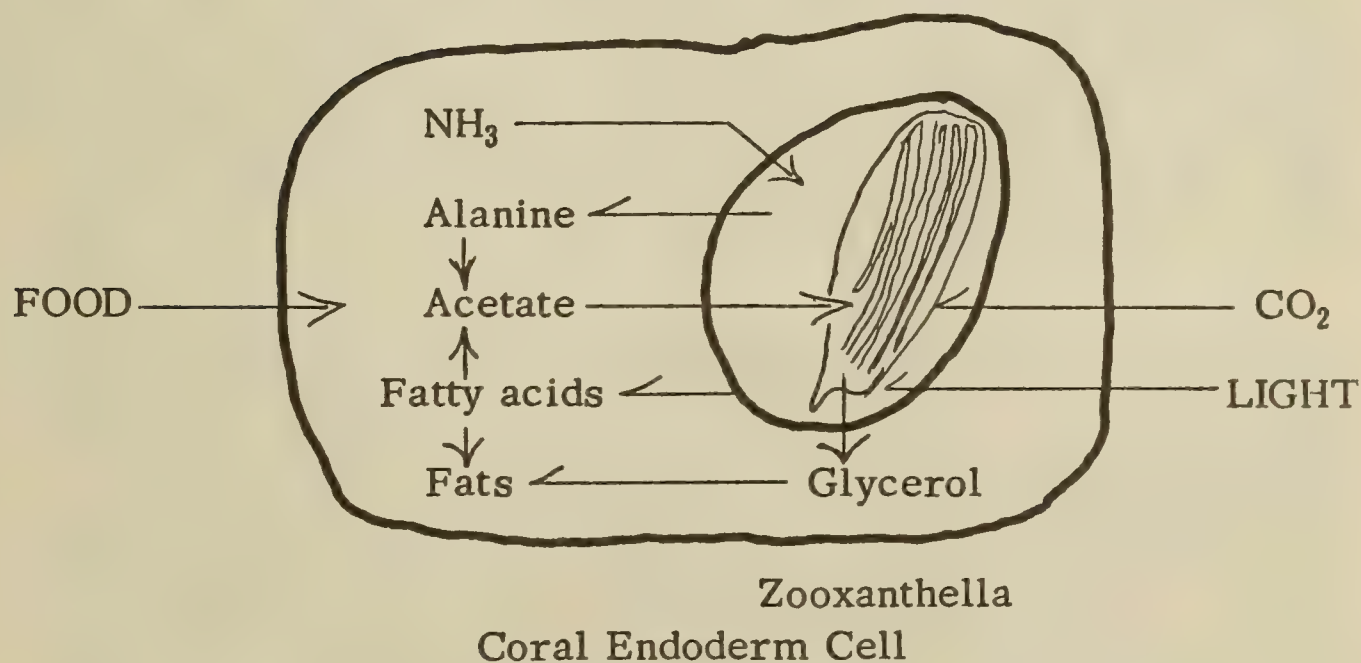


Figure 4. Coral symbiotic system.

zooxanthella as a metabolic substrate for the animal's growth and respiration. The remaining major medium for metabolic energy exchange is lipid.

The evidence of Abraham, Patton, and Benson (unpublished) indicated that fatty acid and triglyceride synthesis occurs mainly in the zooxanthellae where an excess of photosynthetically generated ATP and reducing power is harnessed for the energetically costly process of lipid synthesis. In this process the animal host releases two-carbon products of its own oxidative metabolism in the form of acetate to the zooxanthellae where long chain fatty acid and triglyceride syntheses take place. The zooxanthellae then "leak" the newly synthesized lipid, probably in the form of membrane components, back to the host where it is converted to other forms including wax ester and stored or catabolized. If this proposed process is correct, the transfer of acetate becomes an important process in facilitating symbiotic efficiency.

The elegance of the coral-zooxanthella symbiosis is further revealed in considering their structural association. Zooxanthellae are located within the basal portion of digestive cells of the endoderm. In this position they have access to acetate produced upon degradation of foodstuffs by enzymatic processes. They may release lipoproteins to the host circulation, a process not unlike the release of lipoproteins by the intestines of mammals. The typical marine fatty acids (polyunsaturated) which are undoubtedly part of the coral's carnivorous diet are not found in tissue lipids, presumably because they are oxidized to acetyl CoA in the distal portion of the animal's digestive cells. The acetate is then absorbed by the zooxanthella and reconverted to fatty acids of low diversity and a high degree of saturation. Evidence for this process stems from the unique propensity of zooxanthellae for synthesis of saturated fatty acids instead of the normally unsaturated acids of marine algae. It is thereby possible for the host to acquire saturated lipids directly without having to synthesize them *de novo*, a process which would require expenditure of costly energy. The generalized scheme for exchange of metabolites in the coral endoderm cell is presented in Fig. 4. While not fully established, these relationships are consistent with available information.

Fatty acid synthesis in plant systems (Stumpf, 1975) usually leads to formation and storage of polyunsaturated fatty acid derivatives by a cooperative effort of cytoplasmic and chloroplast systems. The chloroplast-associated assembly of acetyl and malonyl CoA esters leads directly to palmitic acid (16:0). Further addition of malonyl CoA to produce stearic acid (18:0) and the essential polyunsaturated acids of chloroplast lamellae seems to be bypassed in zooxanthellae in favor of transfer of the C₁₆ acid to the host and its subsequent conversion to wax ester. Acetate metabolism studies by Abraham *et al.* (to be published) reveal what appears to be an important mechanism for energy transfer from alga to host and an important difference in fatty acid synthesis in zooxanthellae. The formation of saturated C₁₆ and C₁₈ acids in major amounts reveals a remarkable adaptation in the captive algae. The nature of the adaptation or regulation remains to be elucidated.

ACETATE-1-¹⁴C UPTAKE BY CORALS AND ZOOXANTHELLAE

When growing tips of *Pocillopora capitata* (Isla Clarion, Mexico) were provided with carboxyl-labeled acetate, they synthesized considerable amounts of wax esters having equal amounts of ¹⁴C in their acid and alcohol moieties. Zooxanthellae, exposed to the same concentrations of labeled acetate, produced about 1% as much wax ester as did the intact coral and, of that wax ester, the predominant ¹⁴C label was found in the fatty acid (Table 2).

The lipids synthesized by isolated zooxanthellae from acetate-1-¹⁴C were largely triglycerides and amphipathic lipids (Table 3). It is clear that the triglycerides are a reservoir for fatty acids to be utilized later for synthesis of cetyl palmitate in the animal.

WAX ESTERS AND OTHER LIPIDS IN EPIDERMAL MUCUS

Epidermal mucus secretion by a number of invertebrates (Storch and Welsch, 1972) serves a variety of purposes, including collection and transport of food particles, removal of foreign particulate matter, protection of eggs, carrier for substances for olfactory enhancement purposes (Todd *et al.*, 1967) and protection from desiccation. Mucus may also carry enzymatically functional proteases or glycosidases (Christie, 1974). In most cases the extruded mucus includes residual membrane material of the mucus cell (Pedersen, 1963) or membrane-bound granules derived usually from golgi membranes (DeLuca and Wolf, 1972; Harris *et al.*, 1973). The phospholipid content of coral and fish cutaneous mucus (Lewis, 1970, 1971) is derived from membranes surrounding the muco-proteins during their production and storage. Lewis (1976) has correlated mucus viscosity and consequent stability with membrane protein and phospholipid content. Observations of Smith (1968), correlating mucus production with carotenoid pigmentation in sponges, are in accord with the recognized function of vitamin A in mucus cell function (Lewis, 1973).

Jakowska (1965) emphasized the importance and variety of mucus function in invertebrates. Her efforts to integrate the interests of zoologists and the research on mucus secretions related to human disease stimulated interest in the role of mucus in marine biology.

Coral surface mucus production is stimulated by the irritating effects of sand particles or of agitation by small fish striving to remove it from coral surfaces. While not enough is known of diurnal variation in mucus productivity or in mucus feeding (Hobson, 1968, 1974, 1975; Losey and Margules, 1974), it is apparent that mucus production is not continuous. Benson and Muscatine (1974) observed mucus feeding by reef fishes and examined its lipid content by thin layer chromatography. The mucolipids of most reef coral species examined contained 60% wax ester (cetyl palmitate) and 30% triglyceride with lesser amounts of glycerol ether and phospholipid. Tracer experiments with intact corals and ¹⁴C₂ revealed the rapid incorporation of labeled triglyceride into

Table 2. Distribution of ^{14}C activity in wax ester synthesized from 1- ^{14}C -acetate by isolated zooxanthellae and intact coral*.

Preparation		Total ^{14}C in Wax Ester	% of Total ^{14}C in	
			Alcohol	Fatty Acid
Zooxanthellae	3	670	20.	80.
Zooxanthellae	2	1,130	9.1	91.
Coral tip	1	87,100	50.	50.
Coral tip	2	91,400	45.	55.

* Pocillopora capitata. Incubation time under fluorescent light was two hours.

Table 3. Types of lipid synthesized from acetate by intact isolated zooxanthellae.^a

Lipid Class	% of Total Lipid Synthesized ^b	
	Prep. 2	Prep. 3
Wax esters	1.6	1.9
Triglycerides	73.	66.
Fatty acids	10.	11.
Sterols	3.2	4.6
Phospholipids ^c	13.	16.

^a From Pocillopora capitata

^b 1-¹⁴C-acetate incubations were carried out under fluorescent light (1000 f.-c.) during 1.5 to 4.0 hours in filtered seawater at 24°.

^c Includes galactolipids of chloroplast lamellae.

exuded mucus while formation of labeled wax ester was very slow, being impeded by the massive amounts of endogenous wax ester. After 48 hours the ratio of labeled triglyceride to wax ester was only 2:1.

POTENTIAL APPLICATION OF IMMUNOCHEMICAL TECHNIQUES IN ASSAY OF MUCUS FEEDING BY REEF FISHES

Antibodies to mucus are readily obtained and exceedingly species-specific. It appears possible to use the fluorescent (Kent, 1963) or labeled antibody technique for assay of ingested mucus in fish gut contents (Reynoldson and Davies, 1970; Davies, 1969). Published information on reef fish gut contents has left the identity of major amounts very much in doubt. Identification of mucus and its source (Jakowska, 1963) has not been a subject of investigation until recently. Being glycoprotein in nature, the specificity of its recognition by antibody reaction is particularly high.

UTILIZATION OF WAX ESTER BY COMMENSAL ORGANISMS IN CORAL

For many types of organisms the branched corals become a haven and a source of nutrient as well. Although there are many true commensal organisms, many others appear to be mucus feeders (Nigrelli, 1969) and therefore derive some of their energy from the mucolipids. Recent experiments by L. McCloskey (unpublished) with commensal groups on Pocillopora capitata (Isla Clarión, Mexico) clearly ascertained which of the commensal creatures were mucus feeders. Coral heads were freed of their commensal populations and labeled with ^{32}P during ten hours in the light. The corals were then placed in fresh seawater; the commensal population returned. After 24 hours or more in seawater tanks or in situ, the commensal population was again removed and their ^{32}P measured. Some were clearly labeled while others were clearly unlabeled. Since coral mucus contains phospholipids the use of this source of phosphorus by the organism clearly delineated those which were purely parasitic and those which were completely commensal.

UTILIZATION OF WAX ESTER BY ALGAE AND BACTERIA

The most striking indication of energy-containing material in coral is revealed after death of the coral. When Acropora palmata is killed by invasion of the parasitic blue-green alga, Oscillatoria submembranacea, the substrate is rapidly colonized by other algae. The rapid growth of these algae precludes their development by photosynthesis alone; other substrates do not support such growth. It appears probable that the invading algae derive at least some of the nutrient necessary for growth from the coral skeleton and its stored nutrient. Since cetyl palmitate is the major of these, one must suspect that the developing algae derive energy from their utilization of wax ester.

In living Porites and other massive corals, the internal band of Ostriobium (green algae) (Odum and Odum, 1955) may also derive its energy from wax ester. It is clear that nutrition of these parasites by labeled wax esters must be investigated.

DISCUSSION

It is not yet clear why corals have adapted their metabolism for storage of wax ester. If one were to relate their wax storage to that in organisms of colder seas, one would conclude that the coral must be subjected to starvation periods. Evidence for this is not clear.

The needs of coral planulae for a long-term source of energy suggested the possibility of their wax accumulation. Certainly the micrographs of Pocillopora damicornis planulae published by Vandermeulen (1974) attest to the probability that the ITP spherical inclusions throughout the gastrodermis may indeed be wax ester. A. E. Lambert (unpublished) has come to similar conclusions based upon electron micrographs of similar planulae. The energy requirements by coral planulae for swimming and substrate exploration are considerable and could best be provided by metabolism of stored lipids derived from the parent.

ACKNOWLEDGEMENT

This research aboard R/V ALPHA HELIX was supported by the Oceanography Section, National Science Foundation, NSF Grant DES74-21685 and by Grant 5 R01 ES 00603 of the National Institute of Environmental Health Sciences of the U. S. Public Health Service.

REFERENCES

- Benson, A. A., and Lee, R. F. 1975. The role of wax in oceanic food chains. *Sci. American* 232:76 pp.
- Benson, A. A., and Muscatine, L. 1974. Wax in coral mucus: Energy transfer from corals to reef fishes. *Limnol. Oceanogr.* 19:810-814.
- Benson, A. A., Patton, J. S., and Field, C. E. 1975. Wax digestion in a Crown-of-Thorns Starfish. *Comp. Biochem. Physiol.* 52B:339-340.
- Christie, W. W. 1974. Biosynthesis of triglycerides in freshly secreted milk from goats. *Lipids* 9:876-882.
- Davies, R. W. 1969. The production of Antisera for detecting specific triclad antigens in the gut contents of predators. *Oikos* 20:248-260.

- DeLuca, L., and Wolf, G. 1972. Mechanism of action of vitamin A in differentiation of mucus-secreting epithelia. J. Agr. Food Chem. 20:474-476.
- Endean, R. 1973. Population explosions of Acanthaster planci and associated destruction of hermatypic corals in the Indo-West Pacific region. pp. 381-438, in: Biology and Geology of Coral Reefs, Vol. II: Biology 1. O. A. Jones and R. Endean, eds. Academic Press, N. Y.
- Gatten, R. R. and Sargent, J. R. 1973. Wax ester biosynthesis in calanoid copepods in relation to vertical migration. Neth. J. Sea Res. 7:150-158.
- Harris, J. E., Watson, A. and Hunt, S. 1973. Histochemical analysis of mucus cells in the epidermis of brown trout. J. Fish. Biol. 5:345-351.
- Hatch, M. D. 1975. (In Press). The C₄-pathway of photosynthesis: mechanism and function, in: Carbon Dioxide Metabolism and Productivity in Plants. C. C. Black and R. H. Burris, eds. Univ. Park Press, Baltimore, Maryland.
- Hobson, E. S. 1968. Predatory behavior of some shore fishes in the Gulf of California. Research Report 73, Bur. of Sport Fisheries and Wildlife, U. S. Dept. Interior.
- _____ 1974. Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. Fish. Bull. 72:915-1031.
- _____ 1975. Feeding patterns among tropical reef fishes. Amer. Sci. 63:382-392.
- Holtz, R. B., Marquez, E. D., and Benson, A. A. 1973. Wax ester synthesis by isolated membrane fractions from calanoid copepods. Comp. Biochem. Physiol. 54B:585-591.
- Jakowska, S. 1963. Mucus secretion in fish. Acad. Sci. Ann. N. Y. 106:458-462.
- _____ 1965. The role of zoologists in modern research on mucus secretions. Acad. Sci. Ann. N. Y. 118:903-911.
- Johnson, D. L., 1972. Bacterial reduction of arsenate in seawater. Nature 240:44-45.
- Johnson, D. L. and Pilson, M. E. Q. 1972. Arsenate in the western North Atlantic and adjacent regions. J. Mar. Res. 30:140-149.

- Kent, S. P. 1963. A study of mucins in tissue secretions by the fluorescent antibody technique. III. The specificity of antibody to salivary gland mucins and the effect of chemical alteration of mucins on the specificity of the antibody. Acad. Sci. Ann. N. Y. 106:389-401.
- Lee, R. F. 1974a. Lipid composition of the copepod Calanus hyperboreus from the Arctic Ocean. Changes with depth and season. Mar. Biol. 26:313-318.
- _____. 1974b. Lipids of zooplankton from Bute Inlet, British Columbia. J. Fish. Res. Board Can. 31:1577-1582.
- _____. 1975a. Lipids of Arctic zooplankton. Comp. Biochem. Physiol. 51B:263-266.
- _____. 1975b. Lipids of parasitic copepods associated with marine fish. Comp. Biochem. Physiol. 52B:363-364.
- Lee, R. F., and Hirota, J. 1973. Wax esters in tropical zooplankton and nekton and the geographical distribution of wax esters in marine copepods. Limnol. Oceanogr. 18:227-239.
- Lee, R. F., Hirota, J., and Barnett, A. M. 1971. Distribution and importance of wax esters in marine copepods and other zooplankton. Deep-Sea Research 18:1147-1165.
- Lee, R. F., Nevenzel, J. C., and Lewis, A. G. 1974. Lipid changes during the life cycle of the marine copepod, Euchaeta japonica Marukawa. Lipids 9:891-898.
- Lee, R. F., and Puppione, D. L. 1972. Serum lipoproteins of the Pacific sardine (Sardinops caerulea, Girard). Biochim. Biophys. Acta 270:272-278.
- Lester, D., and Bergmann, W. 1941. Contributions to the study of lipids of marine organisms. VI. The occurrence of cetyl palmitate in corals. J. Org. Chem. 6:120-122.
- Letourneux, M., and Bagnis, R. 1973. Mise en évidence d'une toxine de nature lipidique dans le muscle d'un poisson péroquet de l'es pèce Scarops rubroviolaceus. Biochimie 55:1499-1502.
- Lewis, R. W. 1970. Fish cutaneous mucus: A new source of skin surface lipid. Lipids 5:947-949.
- _____. 1971. Lipid composition of human bronchial mucus. Lipids 6:859-861.
- _____. 1973. Vitamin A: Occurrence and distribution in fractionated mucus. Lipids 8:321-323.

- _____. 1976. (In press). Mucus globule membrane: A hypothesis concerning its role in determining viscosity of mucus. *J. Theoret. Biol.*
- Losey, Jr., G. S. and Margules, L. 1974. Cleaning symbiosis provides a positive reinforcer for fish. *Science* 184:179-180.
- Muscantine, L. 1967. Glycerol excretion by symbiotic algae from corals and Tridacna and its control by the host. *Science* 156:516-519.
- Nakamura, Y., and Yamada, M. 1975. Fatty acid synthesis by spinach chloroplasts. I. Property of fatty acid synthesis from acetate. *Plant and Cell Physiol.* 16:139-149.
- Nevenzel, J. C. 1970. Occurrence, function, and biosynthesis of wax esters in marine organisms. *Lipids* 5:308-319.
- Nigrelli, R. F. 1969. Parasites and diseases. pp. 488-493, in: *The Encyclopedia of Marine Resources*. F. E. Firth, ed. Van Nostrand Reinhold Co., N. Y.
- Odum, H. T., and E. P. Odum. 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Enewetak Atoll. *Ecol. Monogr.* 25:291-320.
- Patton, J. S. 1975a. High levels of a pancreatic nonspecific lipase in the rattlesnake and leopard shark. *Lipids* 10:562-564.
- _____. 1975b. Coral predation and digestion of coral lipids by reef grazers of Clariñ Island, Revillagigedo Archipelago. R/V ALPHA HELIX Research Program 1972-1974, p. 107. *Bull. of the Univ. of Calif. San Diego*
- Patton, J. S., and Benson, A. A. 1975. A comparative study of wax ester digestion in fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 52B:111-116.
- Patton, J. S., Nevenzel, J. D., and Benson, A. A. 1975. Fat digestion in fish. *Lipids* 10:575-583.
- Patton, J. S., and Quinn, J. G. 1973. Studies on the digestive lipase of the surf clam, Spisula solidissima. *Mar. Biol.* 21:59-69.
- Patton, J. S., Warner, T. G., and Benson, A. A. In press. A new pancreatic lipase from a shark: Purification and properties.
- Pedersen, K. J. 1963. Slime-secreting cells of planarians. *Acad. Sci. Ann. N. Y.* 106:424-443.
- Pilson, M. E. Q. 1974. Arsenate uptake and reduction by a coral, Pocillopora verrucosa. *Limnol. Oceanogr.* 19:339-341.

- Reynoldson, T. B., and Davies, R. W. 1970. Food niche and coexistence in lake-dwelling triclads. *J. Animal Ecol.* 39:599-617.
- Sargent, J. R., Gatten, R. R., and McIntosh, R. 1973. Biosynthesis of wax esters in cell-free preparations of Euchaeta norvegica. *Comp. Biochem. Physiol.* 47B:217-227.
- Sargent, J. R., and Lee, R. F. 1975. Biosynthesis of lipids in zooplankton from Saanich Inlet, British Columbia, Canada. *Mar. Biol.* 31:15-31.
- Sargent, J. R., Lee, R. F., and Nevenzel, J. C. In press. Marine waxes, in: *Natural waxes*. P. E. Kolattakudy, ed. Elsevier, N. Y.
- Sargent, J. R., and McIntosh, R. 1974. Studies on the mechanism of biosynthesis of wax esters in Euchaeta norvegica. *Mar. Biol.* 25:271-277.
- Silliman, Jr., B. 1846. On the chemical composition of the calcareous corals. *Am. J. Sci. Arts. Second Series*, Vol. I. 51:189-199.
- Smith, V. E. 1968. Comparative cytology and biochemistry of two marine sponges. Ph.D. Dissertation, Univ. of California, San Diego.
- Storch, V., and Welsch, U. 1972. The ultrastructure of epidermal mucus cells in marine invertebrates (Nemertini, Polychaeta, Prosobranchia, Opistobranchia). *Mar. Biol.* 13:167-175.
- Stumpf, P. K. 1975. Biosynthesis of fatty acids in spinach chloroplasts, pp. 95-113, Ch. 4, in: *Recent Advances in the Chemistry and Biochemistry of Plant Lipids*. T. Galliard and E. I. Mercer, eds. Acad. Press, London.
- Todd, J. H., Atema, J., and Bardach, J. E. 1967. Chemical communication in social behavior of a fish, the Yellow Bullhead (*Ictalurus natalis*). *Science* 158:672-673.
- Tolbert, N. E. 1976. Photorespiration studies in algae of the Great Barrier Reef. *Aust. Jour. Plant Physiol.* Vol. 3.
- Vesk, M., and Jeffrey, S. W. 1974. The effect of bluelight on chloroplast number and thylakoid stacking in the marine diatom Stephanopyxis turris. pp. 586-587, in: *Proceedings of the 8th International Congress on Electron Microscopy*, Canberra, J. V. Sanders and D. J. Goodchild, eds. Vol. 2.
- Yamaguchi, M. 1973. Early life histories of coral reef asteroids, with special reference to Acanthaster planci. pp. 369-387, in: *Biology and Geology of Coral Reefs*. Vol. II: *Biology 1*. O. A. Jones and R. Endean, eds. Acad. Press, N. Y.
- Vandermeulen, J. H. 1974. Studies on reef corals. II. Fine structure of planktonic planula larva of Pocillopora damicornis, with emphasis on the aboral epidermis. *Mar. Biol.* 27:239-244.

DIFFERENTIATION IN CORAL POPULATIONS

D. C. Potts

INTRODUCTION

The extensive and seemingly continuous range of morphological variation found within some groups of corals has created recurrent problems whose history was summarized by Yonge (1963). The original practice of describing each morphological form as a separate species was replaced towards the end of the nineteenth century by belief in the existence of a relatively few species in which a variety of growth forms were induced by different environmental conditions (e.g., Wood-Jones, 1907). This latter view was criticized in its turn by those who found a purely environmental explanation inadequate and suggested that genetic components were also involved (e.g., Crossland, 1931; Stephenson and Stephenson, 1933; Boschma, 1948). Current opinions were expressed by Yonge (1968) when he said "The final form of any coral is clearly the consequence both of genetic constitution and of environment," a conclusion which is still based largely on field observations. Although a need for experimental approaches has been recognized for a long time (e.g., Crossland, 1931), and although transplanting experiments were being conducted over 60 years ago by Vaughan (1910), no comprehensive experimental study of variation within any coral group has been published.

This paper presents the first data from a continuing series of experiments examining variation within a subgroup (*Isopora*) of the genus Acropora. The major objectives of this study are:

- a. To describe patterns of variation in morphological and physiological characters, and also of variation among intra- and inter-specific interactions;
- b. to assess the relative values of environmental and genetic contributions to these phenotypic characters;
- c. to relate patterns of variation to the environments normally occupied by the animals, and to identify important selective factors in each habitat;
- d. to examine the demographic consequences of phenotypic variation, and to compare the ecological and genetical structures of populations in different habitats;

Department of Environmental Biology, Research School of
Biological Sciences, The Australian National University,
Canberra City, A.C.T. 2601, Australia

- e. to evaluate the evolutionary relationships within the group.

I am studying corals from five habitats near Heron Island at the southern end of the Great Barrier Reef. I chose Isoporan corals within the genus Acropora for this study because they are morphologically variable with massive, encrusting, branching and platelike forms; because these corals are widely distributed across the Heron Island reef, occurring in all habitats from close inshore to the bottom of the slope; and because Isoporan corals are usually relatively abundant, in some habitats being the dominant corals. Isoporan corals are easily recognized because they lack the single, enlarged apical corallites so characteristic of other Acropora. Instead, their apical corallites usually occur in clusters and tend to be rather similar in size and form to the other corallites (Brook, 1893). In this paper I only consider certain aspects of growth, survival, and intraspecific interactions during the first summer of the study. The experiments described in this paper are continuing.

MATERIALS AND METHODS

Sites

The locations of experimental sites and the names used to identify them are shown in Figure 1. I chose these particular sites because:

- a. They appeared to be very different from each other, both physically and biologically;
- b. each site seemed to be representative of a different, widely-distributed habitat type;
- c. the Isoporan coral fauna seemed to be dominated by a different morphological form at each site.

Except for the lagoon, the habitats extend more or less concentrically around the island so that any transect running over the reef from the island will cut across at least four habitats. In fact, many transects with an easterly component in their directions would also include the lagoon. Interpretation of the data is simplified when the sites are assumed to be positioned in a linear fashion along a transect such as that shown in Figure 2, an arrangement which is followed for the rest of this paper.

The experimental sites are described briefly in Table 1, which summarizes the apparent differences in physical and biological properties which were considered when selecting the sites. Quantitative data on these and other environmental components are being gathered in a continuing survey and monitoring program. On the crest, corals grow as a thin encrusting sheet over a hard limestone pavement, but at the other

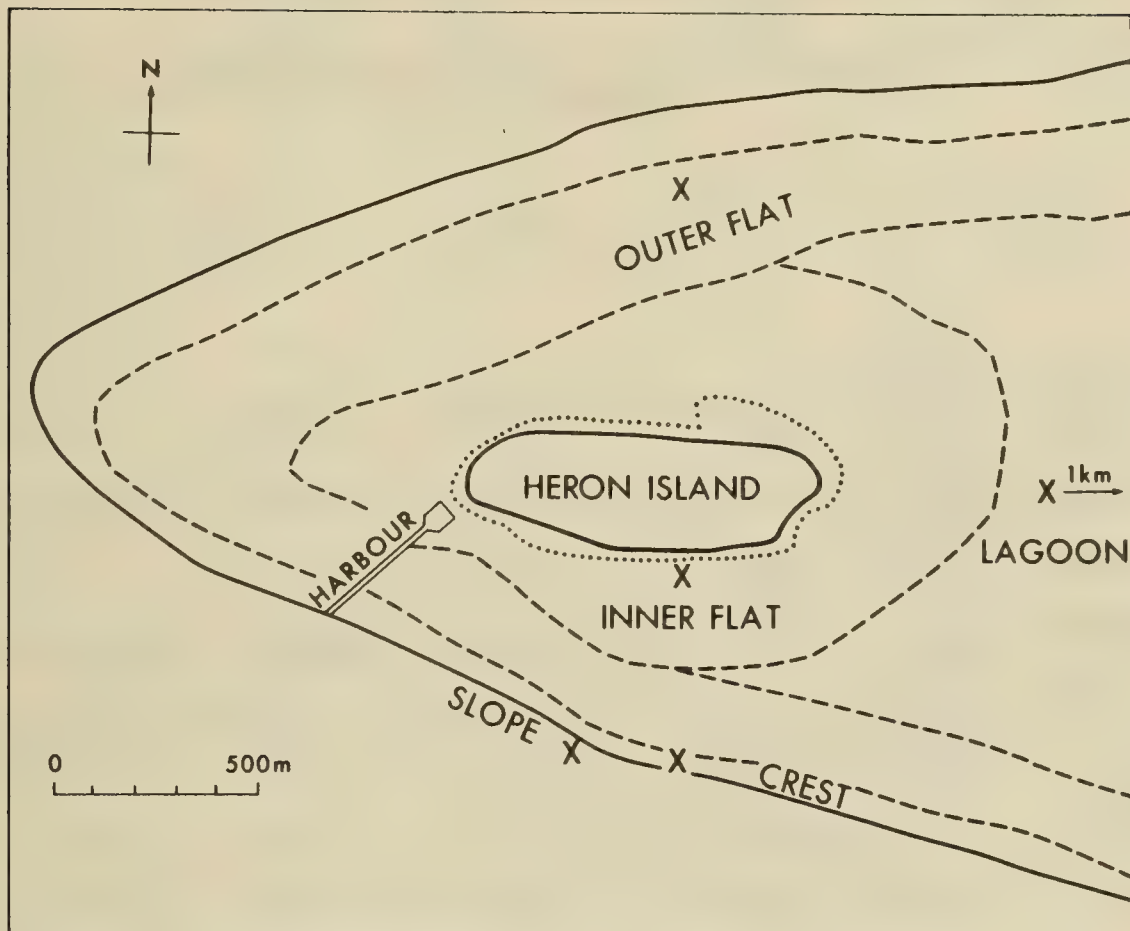


Figure 1. Map of western part of Heron Island reef showing locations (X) of experimental sites and approximate distributions of major habitats.

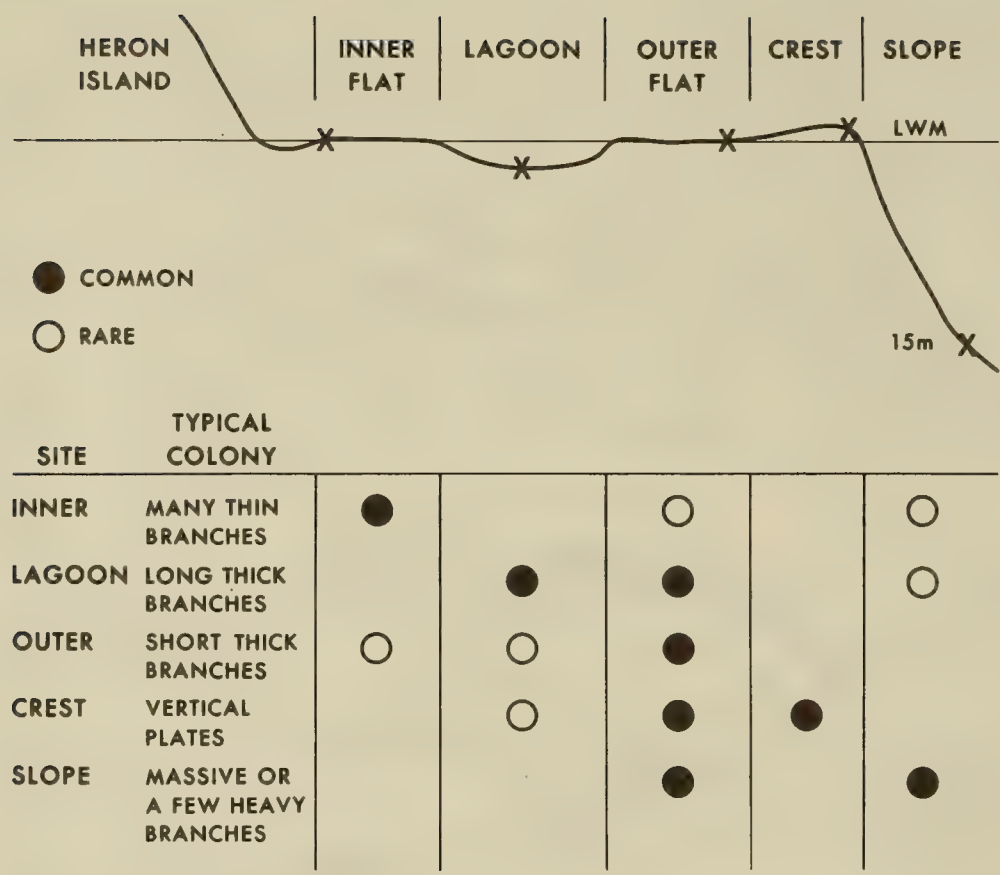


Figure 2. Stylized profile showing experimental sites arranged along an hypothetical linear transect (not to scale). Table summarizes distributions of chief morphological forms of Isoporan corals.

Table 1. General physical and biological characteristics of the experimental sites.

	Experimental Site				
	Inner Flat	Lagoon	Outer Flat	Crest	Slope
Approx. distance from base of beach rock (m)	25	2,000	600	500	550
Approx. depth at LWS (m)	0.25	1.0	0.5	0.0	13.0
Wave action	slight	slight	medium	heavy	none
Major water mass	lagoonal	lagoonal	oceanic	oceanic	oceanic
Silting	heavy	heavy	slight	none	heavy
Light intensity	high	high	high	high	low
Daily physical fluctuations	high	low	medium	high	low
Coral cover	low	low	medium	high	high
Coral diversity	low	medium	high	high	high
Macroscopic algal standing crop	heavy	slight	medium	none	none
Calcareous algal standing crop	slight	slight	medium	heavy	slight
Borer infestation of corals	slight	slight	heavy	medium	heavy

four sites, masses of live and dead coral project above a sandy bottom. At all sites except the slope, the tops of some corals may be exposed at low tide, and the depths given in Table 1 for the inner flat, lagoon, and outer flat indicate the amount of water covering the sand, not the coral.

Corals

During the preliminary surveys I came to recognize five fairly distinct morphological classes of Isoporan corals, although many intermediate forms also exist. The lower part of Figure 2 is a table which summarizes the distribution of these forms at the experimental sites. Each form is most abundant at one particular site (shown by the diagonal of the table), and I have regarded each form as characteristic of the site where it is most abundant; I am using the name of that site to identify the form of coral. Most forms also occur at one or more other sites, at relatively low frequencies (usually <5% of the Isoporan corals). The outer flat is unique, because all forms are present and relatively common. What I call the outer flat form is simply the most abundant (about 40-50%).

The chief morphological differences among the corals at each site are summarized below:

- Inner Flat: orange-brown; branches frequently and irregularly with many incipient branches on sides; bases of branches tend to fuse giving a massive center to colony; relatively small tubular corallites.
- Lagoon: yellowish-brown; branches infrequently and regularly (10-20 cm apart); branches remain separate and of similar diameter (about 2 cm); relatively small, thick-walled corallites adpressed to branch.
- Outer Flat: usually greenish-brown; similar to lagoon form but branches more frequently (less than 10 cm apart); corallites tend to be thinner-walled and more closely packed.
- Crest: dark orange-brown; encrusting basal plate produces thick vertical plates after base exceeds 10-20 cm diameter; small, closely-packed corallites adpressed to sides of plates.
- Slope: dark purplish-brown; massive cones or a few heavy branches; relatively large, well-spaced thick-walled corallites, tending to become tubular.

Transplanting techniques

Small pieces of coral (about 5 cm long) broken from a large colony were mounted in shallow polyvinyl chloride (P.V.C.) cups (8 cm diameter, 3 cm deep). Each cup was filled with quick-setting concrete made from finely sieved coral sand, cement, seawater and "Sealwall Rapid Setter for Cement" (Sealwall Trading Co. Pty. Ltd., Sydney); as temperatures and water content of the sand changed, the proportions were altered to give a mixture which set in 5-10 minutes. The broken end of the coral was pushed into the concrete just before it set, and the concrete was leveled to form a smooth, horizontal surface flush with the edge of the cup. As soon as the surface was hard to the touch, the cups were placed in a shallow protected place on the inner reef flat for 24 hours while the concrete cured. Corals were rarely out of water for more than 10 minutes.

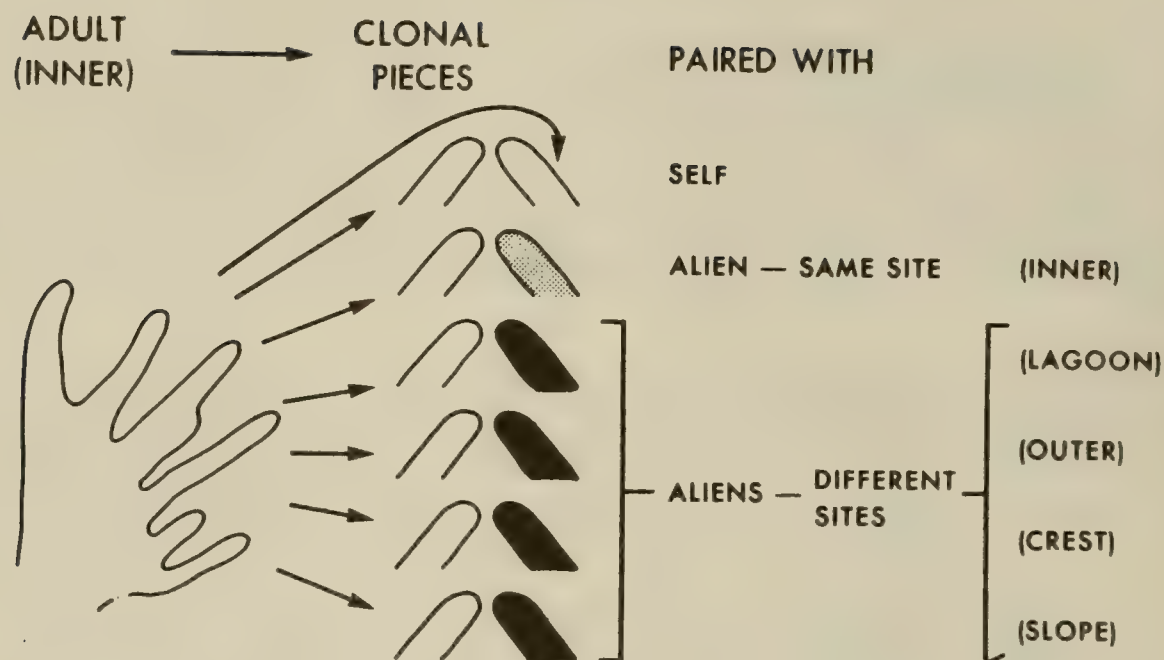
The cups are mounted at the intersections of square grids made from a steel mesh (6 mm rods welded at 20 cm centers) normally used for reinforcing concrete. Each grid holds nine cups attached by two bolts projecting from the bottom of each cup. At the crest site, each grid is fastened to a smooth patch of bare limestone by steel straps attached to long bolts embedded in the rock. At the other sites, four grids are held on a 120x120 cm steel frame, bolted onto four heavy concrete blocks which raise the frame 10-15 cm above the sand. All metal parts are mild black steel and not treated in any way to prevent rusting or corrosion, neither of which are yet serious problems after 18 months of submersion.

For examination, the grids are collected and brought into shallow water on the inner flat near the laboratory. As required, the cups are removed from the grids, sessile organisms and silt are scraped from the cups and concrete, and the cups are placed in large, aerated tanks in the laboratory.

INTERACTIONS BETWEEN DIFFERENT FORMS

This experiment was designed to see whether certain forms of coral "recognized" other forms as being different, by responding with morphological changes in the region of contact as the two corals grew together. Four large, morphologically typical colonies were collected at each site and brought back to the laboratory. Each colony was broken into eight genotypically identical pieces suitable for transplanting. The pieces were arranged in pairs, and each pair was concreted into a single cup with their growing tips in contact.

Figure 3 illustrates the basic design of the experiment, using an inner flat colony as an example. As a control, two pieces of the same colony were concreted together to provide the interaction of that colony with a piece known to be phenotypically and genotypically identical. Secondly, one piece was paired with a piece from a different, but morphologically similar, colony from the same site. Finally, one piece was paired with a colony from each of the four other sites. Theoretically



DESIGN : 5 SITES × 4 ADULTS × 6 PAIRINGS

START : MARCH 1975 — CONTINUING

Figure 3. Summary of the design of an experiment examining the interactions between Isoporan corals. An inner flat colony is used as an example.

there could be 30 possible pairings in the complete design (5 with self, 25 with aliens). However, the experimental design for aliens was symmetrical about the major diagonal (Table 2), so the ten treatments below the diagonal were not set up as separate pairings. Initially there were four replicates of each of the 20 pairings used; I discarded eight pairings before the experiment began, because one or both corals appeared adversely affected by the concreting. Horizontal and vertical photographs were taken of each pair, and on 25 March 1975 the remaining 72 pairs were placed on two frames at the inner flat site. On 24 June 1975, all the corals were healthy except for one pair which had been dislodged, possibly by a turtle.

In the controls (paired with self) the two pieces fused together indistinguishably wherever they came into contact, but there were no signs of any changes in either growth rates or normal growth patterns of either piece. However, when a coral was placed in contact with an alien, both corals usually responded, (A) by rapid differential growth towards the other coral in the region of contact, and (B) by the production of abnormal skeletal tissue in the region of contact. The responses of all interactions between alien corals are summarized in Table 2. The table is symmetrical about the major diagonal, because each piece was considered firstly with respect to its origin and secondly as the alien for the other member of the pair. Only the signs of some interactions change across the diagonal.

There were two qualitatively distinct categories of abnormal growth. The commonest, called "Fill" in Table 2, was formed when both corals filled the space between them by growing towards each other. Frequently, both corals grew about equally, so that the plane of contact lay more or less in the middle of the original space. The surface of the zone of abnormal growth along the contact varied in width (2-5 mm), color and texture. Often the surface was smooth, but it sometimes contained large pores and small corallites. The line of contact, when visible, varied from a thin line to a deep groove.

The second interaction involved the overgrowth of one coral by the other. The overgrowth consisted of a thin layer of skeleton covered with normal corallites except for a smooth zone 2-5 mm wide along the advancing edge. Usually there was very little growth by the subordinate coral in the area of contact. Overgrowth occurred chiefly in those pairings which included a crest coral, and in every one of these cases the nature and direction of overgrowth was clearly visible. Some overgrowth also occurred in pairings between two similar corals from the same site, but in these cases it was not always easy to distinguish overgrowth from filling.

The only completely unpredictable responses were those between crest and outer flat corals which included both filling and overgrowth, and also involved what appeared to be the only example of aggression by means of extra-coelenteric digestion such as that described by Lang (1973).

Table 2. Growth responses of two alien corals placed in contact at the Inner Flat experimental site from March to June 1975. Numbers are the total numbers of colonies from that origin which gave a particular response. (Responses: NIL = no visible response; FILL = both corals grew into the space between them; OVER + = coral spread over the surface of the other; OVER - = coral was covered by the other; AGGRES + = extra-coelentric digestion of other; AGGRES - = digested by other.)

Origin of Coral	Paired with Coral from:				
	Inner Flat	Lagoon	Outer Flat	Crest	Slope
Inner Flat	2 FILL 1 OVER + 1 OVER -	4 FILL	4 FILL	1 OVER + 3 OVER -	2 FILL
Lagoon	4 FILL	4 FILL	2 FILL	3 OVER - 1 NIL	3 FILL
Outer Flat	4 FILL	2 FILL	3 FILL 1 OVER -	2 FILL 1 OVER - 1 AGGRES +	2 FILL 1 OVER +
Crest	3 OVER + 1 OVER -	3 OVER + 1 NIL	2 FILL 1 OVER +	3 FILL 1 OVER -	4 OVER +
Slope	2 FILL	3 FILL	2 FILL 1 OVER -	4 OVER -	2 FILL 1 OVER + 1 NIL

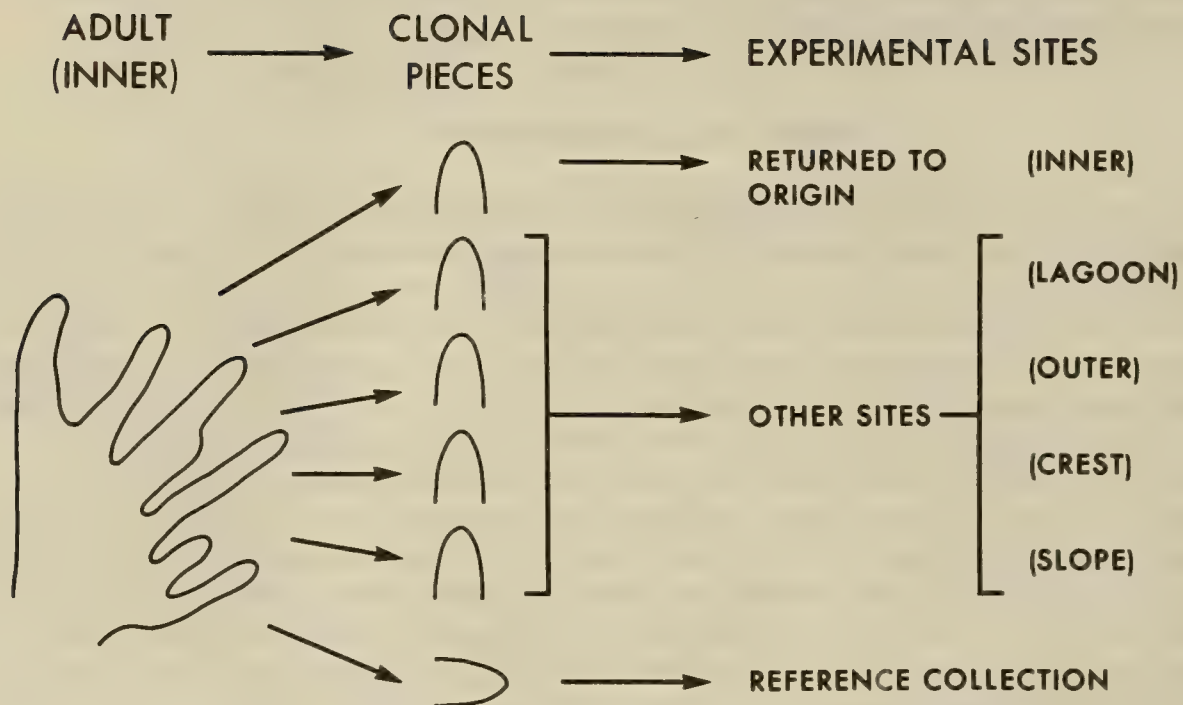
All the corals readily distinguished between a piece of themselves and all other corals, and they also seemed able to recognize several classes of alien corals. These data support the view (e.g., Hildemann, 1974) that recognition systems analogous to immunological systems in higher organisms exist among corals and suggest that the various forms of coral may be genetically different.

GROWTH AND SURVIVORSHIP

This experiment was designed to assess the relative contributions of genetical and environmental factors influencing a variety of phenotypic characters of ecological importance. This paper only considers some of the survivorship and growth data, but morphological changes and interactions with other organisms are also being examined. Some aspects of reproduction will be considered later. In the basic design (summarized in Figure 4), 20 colonies were collected from each site (referred to as "origins"). Each colony was broken into five genotypically identical pieces which were mounted in separate cups before transplanting to the "experimental" sites. One piece was returned to the origin, and one piece was transferred to each of the other four sites. A sixth piece was preserved as a permanent reference specimen. The first transplants were made in April 1974, but the design was not completed until November 1974 when the crest site was established.

The corals are being examined at approximately three monthly intervals. At each examination they are photographed under standard conditions, the area of dead coral is recorded, and the positions of boring organisms are mapped. Finally, the volume is measured by displacement. The coral is lowered upside down into a cylinder of water so that the edge of the cup rests on the edge of the cylinder. The coral is removed and excess water is allowed to drip back into the cylinder, which is sealed with a flat plastic plate. The cylinder is then refilled through a small hole in the plate using a self-filling 10 cc syringe, and the amount of water required to refill the vessel is the volume of the coral. This method gives results repeatable to within 0.2-0.4 cc.

The data presented here came from the period beginning in November 1974 and ending in late June 1975. This more or less corresponds to the entire summer growth period at Heron Island, because in 1974 there was no measurable growth between June and November. Table 3 summarizes the preliminary analysis of growth data. Within each row the performance of the same set of genotypes derived from a single origin can be compared across the five experimental sites. The final value in each row is the average performance of that array of genotypes in all habitats, and these values can be used to rank the performance of the various forms with respect to origin. Thus corals from the inner flat and lagoon grew relatively fast whereas slope corals grew slowly in all habitats where sufficient individuals survived to give adequate data. Growth of other forms was intermediate.



DESIGN : 5 ORIGINS × 20 COLONIES × 5 EXPERIMENTAL SITES

START : APRIL — NOVEMBER 1974 — CONTINUING

Figure 4. Summary of the design of a reciprocal transplant experiment examining growth and survivorship of Isoporan corals in five habitats. An inner flat colony is used as an example.

Table 3. Mean increase in volume (%) from November 1974-June 1975 of cloned transplants from each origin. Sample sizes are given in parentheses.

Coral Origin	Experimental Site					Mean Growth (Origin)
	Inner Flat	Lagoon	Outer Flat	Crest	Slope	
Inner Flat	49(18)	66(18)	101(23)	52(18)	35(7)	66
Lagoon	58(19)	76(23)	89(26)	60(7)	33(7)	71
Outer Flat	41(17)	56(20)	73(22)	36(6)	34(9)	53
Crest	44(21)	54(22)	74(20)	58(21)	45(8)	56
Slope	12(2)	30(4)	-	32(2)	-	26
Mean Growth (Habitat)	47	62	85	53	37	61

Source	Analysis of Variance				
	df	SS	MS	F	
Origin	4	21067	5266	5.97	P<.001
Site	4	83827	20956	23.76	P<<.001
Origin x site	14	11432	816	.92	P>.05
Error	331	291929	881		

Each column in Table 3 gives the average performance of the five sets of genotypes (i.e., from five origins) when growing under one set of environmental conditions. The last entry in each column is the mean growth of all forms of corals placed in that particular habitat, and comparison of the column totals provides a ranking of the overall favorability of the habitats for these corals. Among surviving corals, all forms grew fastest at the outer flat site, and slowest on the slope.

The effects of both origin and experimental site were highly significant ($P < .001$). Although experimental site contributed approximately four times more to the total variation than did the origin, the analysis of variance suggests that corals from at least some origins have growth rates different from those of the other forms.

A similar analysis of survivorship from November 1974 to June 1975 is given in Table 4, which shows a significant effect of experimental site approximately twice as strong as the effect of origin. By themselves these data are of limited value because, during this summer period, mortality was the lowest observed so far during the study. However, it is interesting that the considerably heavier mortality during the previous winter (before the design was completed) was ranked in much the same way with respect to both origin and experimental site. Therefore, my tentative conclusions are that: (A) most forms survived well at the outer flat and crest sites and poorly on the slope, and (B) corals derived from the inner flat survived well in all habitats, whereas corals from the slope survived very poorly. The missing cells and unequal sample sizes in Tables 3 and 4 are largely the results of unexpected damage to many corals which were cemented at low temperatures ($< 20^{\circ}\text{C}$) during August 1974, and do not reflect patterns of mortality under the experimental conditions. In a subsequent experiment, much larger sample sizes will be used to assess survivorship more accurately.

DISCUSSION

The interactions and the survivorship and growth data suggest that the phenotypes of the various forms differ biochemically and physiologically as well as morphologically. Possible explanations for these patterns of variation fall into four general classes which are not necessarily mutually exclusive.

1. Phenotypic plasticity: The simplest explanation is that the individuals are genetically similar, and that the observed differences are induced by local environmental conditions. It is certainly true that physiological characters are greatly influenced by environmental factors (Tables 3 and 4), and casual examination of the photographs suggests that some morphological changes have followed transplantation. However, there certainly has not been a spectacular morphological convergence among the transplants to the form normally found in each habitat: in November 1975 (19 months after transplanting began) the origin of most individuals was still obvious from their morphological appearance alone. It is difficult to explain the existence of all forms in relatively high

Table 4. Survival (%) from November 1974-June 1975 of cloned transplants from each origin. Sample sizes are given in parentheses. Sums of squares are weighted by sample sizes.

Coral Origin	Experimental Site					Mean Growth (Origin)
	Inner Flat	Lagoon	Outer Flat	Crest	Slope	
Inner Flat	95(22)	95(21)	100(23)	100(18)	100(8)	98
Lagoon	83(24)	96(22)	100(26)	83(5)	58(11)	88
Outer Flat	75(21)	83(20)	87(23)	75(6)	69(11)	79
Crest	100(22)	92(24)	95(21)	100(21)	46(13)	90
Slope	75(4)	60(5)	-	100(2)	-	73
Mean Growth (Habitat)	87	90	95	94	65	88

Source	Analysis of Variance				
	df	SS	MS	F	
Origin	4	16122	4031	2.40	P>.05
Site	4	32313	8078	4.81	.05>P>.01
Origin x site	14	23515	1680		

frequencies on the outer flat on the basis of phenotypic plasticity. Such an explanation would require: (A) habitat differences over a few centimeters as great as the environmental variation found over the entire Heron reef, and (B) the persistence of these microhabitat differences for many years. Alternatively, it is possible that phenotypic characters are induced at one point in the individual's development and then remain fixed for the rest of its life, but data from analogous studies (e.g., on terrestrial plants) provide no reason to expect simultaneous fixation of a wide range of morphological and physiological characters in this way. The interaction experiment suggests that the forms differ biochemically in a manner analogous to immunological interactions in higher organisms; it is particularly difficult to use phenotypic plasticity to explain biochemical differences, because molecular configurations are usually closely related to the genotype of the individual.

2. Species: The second possible explanation is that each form belongs to a different, reproductively isolated species: each species has a preferred habitat, but its range includes some habitats preferred by other species. All physiological and morphological differences, as well as the interactions between corals could then be explained largely by genotypic variation. Carden Wallace (Personal communication) of the Queensland Museum has examined much of this material and has compared a representative collection with type specimens of Isoporan corals held in European and North American collections. Following the usage of Wells (1954), the lagoon form seems to conform reasonably well to Acropora palifera forma α ; the slope form resembles A. palifera forma β ; and the crest form is similar to A. cuneata. The outer flat form seems to fit most closely to A. brueggemanni as used by Brook (1893). Unfortunately the inner flat form does not correspond well to any of the Isoporan type specimens, even though this form is commonly called Acropora cuneata by people working at Heron Island. The greatest problem with this explanation is the presence of many morphologically intermediate forms, especially on the outer flat. In particular, lagoon and outer flat forms seem to merge indistinguishably; intermediates between inner flat and crest and between outer flat and crest forms are also common; and most other possible intermediates to exist.

3. Genetic isolation: This explanation assumes that the corals in each habitat are discrete, geographically and reproductively isolated subpopulations of a single species. The differences may result from founder effects, or from long-term selective pressures. It has been suggested that coral planulae settle very rapidly after release and in the immediate vicinity of their parents (e.g., Duerden, 1902). This localized settling would enhance genetic isolation, although Connell (1973) questioned the effectiveness of limitations on the dispersal of coral larvae. However, Connell (1973) also pointed out the importance of pieces broken off existing colonies as a source of recruits within a habitat. The outer flat could either be a habitat in which all genotypes are present, or one to which larvae can disperse from all habitats. The wide distribution of similar habitats with similar forms over the Heron reef (about 8 km long), the sharp boundaries often found between

habitats, and the usual occurrence of three distinct habitats (slope, crest, outer flat) within a distance of about 100 m all tend to argue against geographic isolation.

4. Local selection: The final explanation assumes that the maximum range of genotypes will be present among settling larvae in every habitat, either as a result of genetic recombination within each habitat or by dispersal from other habitats. In each habitat, adult colonies will be those individuals which have survived selection during the present generation; they represent small subsets of the original ranges of genotypic and phenotypic variation. Different local selective pressures acting within the lifetime of most living colonies will account for the forms found in each habitat. Presumably, various selective factors will act on different phenotypic characters, or on the same characters in different ways. The existence of intermediates and the different assemblages of forms in each habitat is compatible with this explanation.

Any realistic description of the causes of variation observed in Isoporan corals at Heron Island will involve some combination of the discrete explanations given above. While phenotypic plasticity certainly exists, the evidence so far suggest that its effects are relatively minor compared with those of underlying genotypic variation. More than one species may be present, but I think it highly improbable that there are five species. At present I am treating all forms as belonging to a single species Acropora palifera. Complete geographic and reproductive isolation seems unlikely; but there may well be partial isolation so that, at least in some habitats, recruits tend to come from parents within that habitat. Such a process would tend to enhance and perpetuate the effects of selection from one generation to the next. However, my tentative conclusion is that all of these processes are secondary to the effects of local selective regimes acting in every generation.

SPECULATIONS

I propose that the selective regimes are complexes of many different factors. Table 1, which lists apparent differences among the sites, also summarizes a few of the extreme conditions which may be selective factors. Not only will the factors vary from habitat to habitat, but any one factor may vary in frequency, duration, intensity and predictability of selection. To illustrate these points, I shall discuss the three most extreme sites, considering the phenotypic properties of adults from those sites, and suggesting selective regimes which could have favored them. The transplant experiment gives data on the growth and survival of each form in a range of environments. Growth can be considered primarily as a measure of the responses of a coral to the favorable aspects of its environment, while survivorship can be regarded as a measure of the ability of individuals to tolerate unfavorable conditions. Thus, the growth data in Table 3 can be used to rank the overall favorability of the five habitats, and also to rank the

abilities of the five forms to respond to favorable conditions. Similarly, Table 4 provides rankings of the habitats in terms of their adverse features, and ranks the forms on the basis of their tolerance of a range of adverse conditions.

The outer flat is generally the most favorable environment for Isoporan corals. Physical conditions seem relatively benign (Table 1), and all forms grew fastest and survived well on the outer flat. All forms normally occur on the outer flat (frequently side by side), and the simplest explanation is that this distribution is maintained by a general absence of selection; in such an environment, almost all genotypes will survive and grow well. Outer flat corals did not perform particularly well after being transplanted to other sites; indeed, even at the outer flat they did not survive or grow as well as some of the other forms. These results would be expected if even relatively unfit genotypes are likely to survive and contribute to a rather intermediate average performance.

The slope is the worst environment for Isoporan corals, with the lowest growth and survival rates for all forms. The inner flat is also an unfavorable environment, with low average growth rates and relatively poor survivorship. However, the phenotypes of corals living in these sites are very different from each other, implying that they are the products of quite different selective regimes. Corals from the slope had the lowest survival and growth rates, whereas inner flat corals grew very rapidly and survived extremely well in all habitats.

I suggest that the slope selects for a specialized phenotype which is adapted only to slope conditions and is not pre-adapted for other conditions. I propose that this specialization involves adaptation to a few very predictable, but almost continuously unfavorable factors. The slope site is close to the lower limit of Isoporan growth at Heron Island; low light intensities, heavy silt loads, and possibly limited food supplies seem to be likely adverse factors.

In marked contrast, the inner flat seems to select for generalized, all-purpose phenotypes which are pre-adapted to tolerate a wide range of adverse conditions and which are well able to exploit any favorable conditions. The most likely selective regime to produce this outcome would be one where many different adverse factors operate more or less independently, and the action of most factors is relatively unpredictable. Thus, survivors will have persisted through many different adverse conditions. It seems likely that the inner flat may experience great extremes of temperature, salinity, radiation, exposure (and dessication), low oxygen tension, silting, overgrowth by algae, and probably other factors, although it is unlikely that any of these conditions would persist for extended periods. I propose that frequent adverse events are separated by relatively short periods of good conditions, and that selection favors rapid responses to changing

conditions. To persist, individuals must be able to exploit even short periods of favorable conditions. Thus, what is simply an opportunistic response on the inner flat would result in prolonged high growth rates on the outer flat.

I must stress that these conclusions are highly speculative, based on data covering less than eight months; but they are presented now to indicate the scope of this project. Adult corals have survived selection over many years; during this time relatively rare events not yet observed in this study may have had strong cumulative effects.

ACKNOWLEDGEMENTS

I want to thank K. Kleemann, J. Davie, E. Lovell, and G. Calaresu who worked and dived with me during the period described in this paper; P. Rowles and D. Bender who gathered survivorship data between my visits; and Dr. K. Rohde and the staff of the Heron Island Research Station who provided facilities and support in numerous forms. Lars Tybrandt gave invaluable assistance in processing and analyzing the data. Among many people who have commented on various drafts of the manuscript, I particularly want to thank D. E. Dykhuizen, L. R. Fox, and P. A. Morrow. Finally, I would like to thank J. Calaprice, J. H. Connell, and W. W. Murdoch for discussions which have aided my interpretations of these data.

REFERENCES

- Boschma, H. 1948. The species problem in Millepora. Zool. Verh. Rejks. Mus., Leiden 1:1-115.
- Brook, G. 1893. The genus Madrepora. Cat. Madrep. Corals Brit. Mus. Nat. Hist. 1:212 pp.
- Connell, J. H. 1973. Population ecology of reef building corals, in: Biology and Geology of Coral Reefs, Vol. II. O. A. Jones and R. Endean, eds. Acad. Press, N. Y. Biology 1:205-245.
- Crossland, C. 1931. The reduced building power and other variation in the astrean corals of Tahiti, with a note on Herpetolitha limax and Fungia spp. Proc. Zool. Soc. London 1931:351-392.
- Duerden, J. E. 1902. West Indian Madreporarian polyps. Mem. Nat. Acad. Sci. 8:399-649.
- Hildemann, W. H. 1974. Phylogeny of immune responsiveness in invertebrates. Life Sci. 14:605-614.
- Lang, J. 1973. Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift. Bull. Mar. Sci. 23:260-279.

- Stephenson, T. A., and Stephenson, A. 1933. Growth and asexual reproduction in corals. Sci. Rep. Gt. Barrier Reef Exped. 3:167-217.
- Vaughan, T. W. 1910. Geology of the keys, the marine bottom deposits, and recent corals of Southern Florida. Carnegie Inst. Wash. Yearbook No. 8(1909):140-144.
- Wells, J. W. 1954. Recent corals of the Marshall Islands. U. S. Geol. Survey, Prof. Pap. 260-I:385-486.
- Wood-Jones, F. 1907. On the growth-forms and supposed species in corals. Zool. Soc. London Proc. 518-556.
- Yonge, C. M. 1963. The biology of coral reefs. Adv. Mar. Biol. 1:209-260.
- _____ 1968. Living corals. Proc. Roy. Soc. B.169:329-344.

EVIDENCE FROM THE GREAT BARRIER REEF OF ANCIENT ACANTHASTER AGGREGATIONS

E. Frankel

INTRODUCTION

In some of the more recent literature the suggestion has been made that the presently observed large aggregations of Acanthaster planci in the Indo Pacific coral reefs are not an incidental occurrence but are a cyclic or episodic phenomenon (Newman, 1970; Dana, 1970; Walsh et al., 1971; Vine, 1973; Frankel, 1975).

Brown and Willey (1972), Endean (1973, 1975), and Endean and Chesher (1973) have held to the view that previous A. planci aggregations have not occurred. Their arguments are based on the premise that aggregations and their effects are not recorded in early literature or in the folklore of native peoples. The conclusion of these authors and others (e.g., Randall, 1972) is that the present large populations are linked by one means or another with man's activity.

Dana et al., (1972), Vine (1973), and Newman and Dana (1974) have continued to question these hypotheses and suggest that the present aggregations occur in response to some natural phenomenon. In addition, Dana (1970) inferred from historical reports that there have been previous aggregations.

Precisely why the aggregations of A. planci occur has not been conclusively established; however there appears to be growing evidence for perturbation as a principal factor (cyclones, Dana et al., 1972; salinity change, Pearson, 1975). In addition it should be noted that many modern echinoderms are gregarious, a trait that goes back in the geologic record and that may be related to feeding and/or reproduction (Reese, 1966).

Since arguments about the occurrence of previous aggregations are based on scant and largely circumstantial evidence, one solution to this dilemma would be the discovery of physical evidence of previous aggregations (Frankel, 1975, in press).

An investigation of this possibility in the Great Barrier Reef Province has been carried out with some rather illuminating results.

The study has been conducted in three phases, broadly grouped under:

Department of Geology and Geophysics, University of Sydney
Sydney, New South Wales 2006, Australia

- a. Recognition of skeletal remains of A. planci;
- b. location of skeletal remains in surface sediments on reefs;
- c. examination of subsurface sediment (for skeletal remains).

Recognition

A. planci skeletal remains are recognizable from those of all other echinoderms examined. Briefly the major distinguishing features are (Frankel, in preparation):

- a. The large spines and pedicels (Madsen, 1955) of A. planci are distinct from other asteroids;
- b. the spines of Acanthaster are morphologically dissimilar from those of ophiuroids and echinoids;
- c. an examination of the micro-texture and ultrastructure of ossicles shows that Acanthaster is distinct from other forms;
- d. the distinctive mauve color of Acanthaster skeletal debris has proved useful for initial recognition (ossicles of all other stellaroids thus far examined are cream or white).

Location

Having established that A. planci skeletal debris is readily recognizable, detailed sediment sampling on a number of reefs was carried out (Fig. 1).

SAMPLING METHODS

All sampling was carried out using SCUBA. By this means exact location of samples in addition to inspection of sample sites was ensured.

Surface samples of the uppermost 2 to 3 cm of sediment were collected in large, wide-mouth, screw cap plastic jars.

Subsurface sampling (see later) presented some problems. The ill-sorted nature of the substrata, composed of material ranging in grain size from several decimeters to a few microns, made penetration by devices such as piston corers or corers driven by any other physical force impossible. More often than not, a large fragment was encountered within a few centimeters of the surface. Penetration then either ceased, or the fragment was driven deeper into the sediment while blocking the sampling device. Rotated tools suffered from similar limitations; large fragments rotated on the sample retainer in the unconsolidated substratum.



Figure 1. Location map indicating reefs and Islands of the Great Barrier Reef. Refer to Appendix 1 for exact locations.

To overcome these difficulties, an airlift device similar to that described by Shinn (1968) was used to penetrate the unconsolidated sediments. Material was removed from within concentric casings, forced into position as penetration increased (Figs. 2 & 3). Samples were collected at measured depths by placing a fine mesh nylon bag over the airlift tube and allowing the air to flow for a short time (Fig. 2). In this way, spot samples at close intervals, rather than a continuous core through the sediment column, were obtained.

RESULTS

Initially surface sediments were collected from all environments on reefs (Appendix 1; Fig. 1) that:

- a. Are known not to have supported recently any Acanthaster aggregation (e.g., Heron Island Reef - 'Type A.' It is implicit that such reefs may, and do, support a resident "normal" population of a few individuals per kilometer of reef);
- b. are presently recovering from the presence of a recent aggregation (e.g., Green Island Reef - 'Type B');
- c. are presently carrying an aggregation (e.g., portion of Kangaroo Reef - 'Type C');
- d. are presently not carrying an aggregation, but where the history of recent aggregation activity is not known (e.g., outer-shelf reefs north of Princess Charlotte Bay - 'Type D').

No Acanthaster skeletal debris was found in any samples from 'Type A' reefs.

Sediments from within about 10 m of the base of lagoonal reefs and on ledges and in sand pockets on fore-reef slopes on reefs of 'Type B and C and some D' were found to contain Acanthaster debris (inset, Fig. 4). Sediments from other areas of these reefs are barren.

When present, generally up to about five individual Acanthaster skeletal components per kilogram of sediment are found (Appendix 1). These are predominantly whole or fragmentary spines and pedicels; ambulacral plates and other ossicles occur more rarely.

With knowledge of the present accumulation of A. planci remains within the reef sediments, subsurface samples were collected from sites where it might be expected to have accumulated in the past (had the organism previously inhabited that area in large numbers). For practical and logistic reasons material was collected in the vicinity of lagoonal-reefs. Figure 4 gives an example of a typical sampling site where two "cores" were taken, and Table 1 summarizes the ^{14}C ages of materials from those "cores."

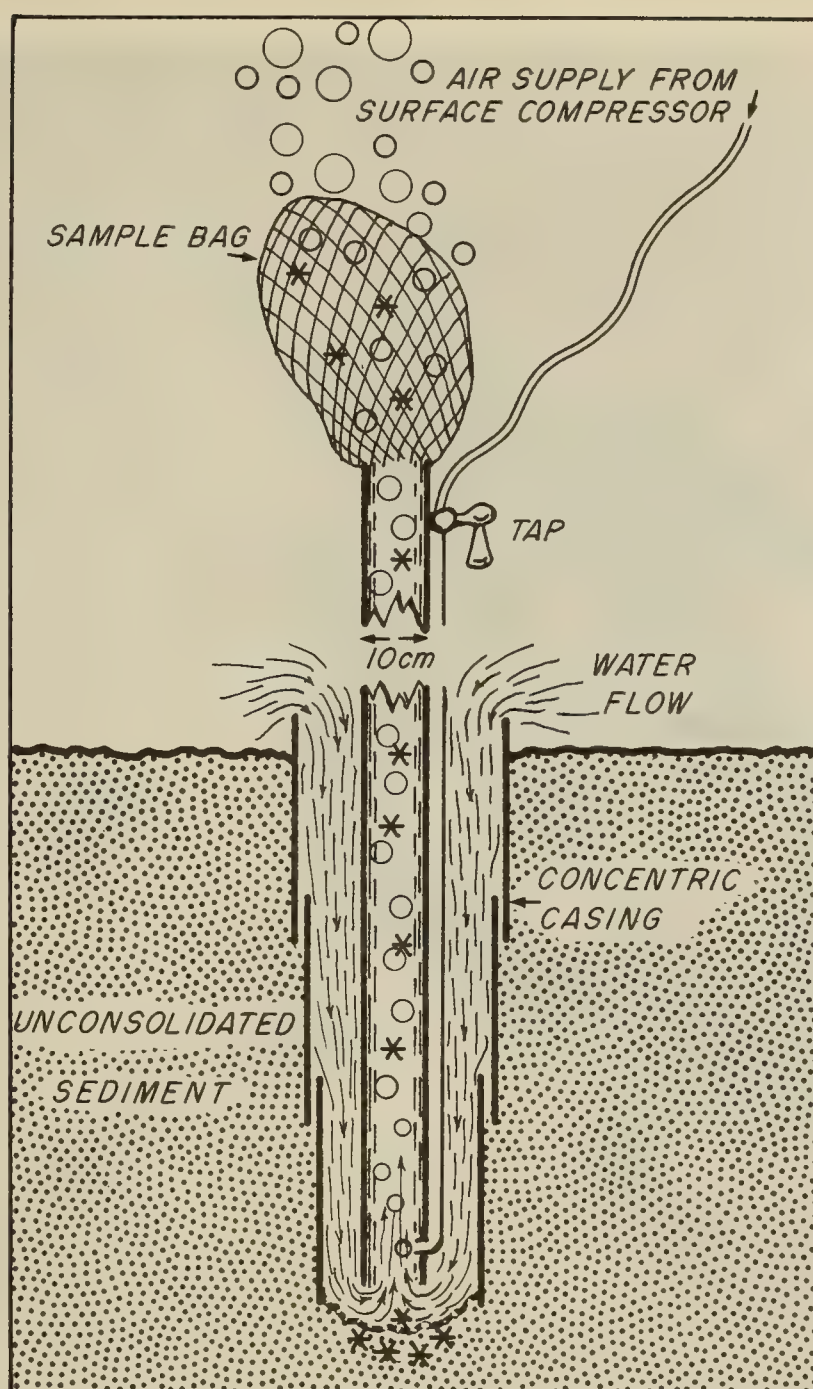


Figure 2. Diagrammatic representation of mode of operation of airlift device used for sampling subsurface sediments. Note sample collecting bag and concentric casings.



Figure 3. Setting casings in substratum during sampling of sub-surface sediments using airlift device.

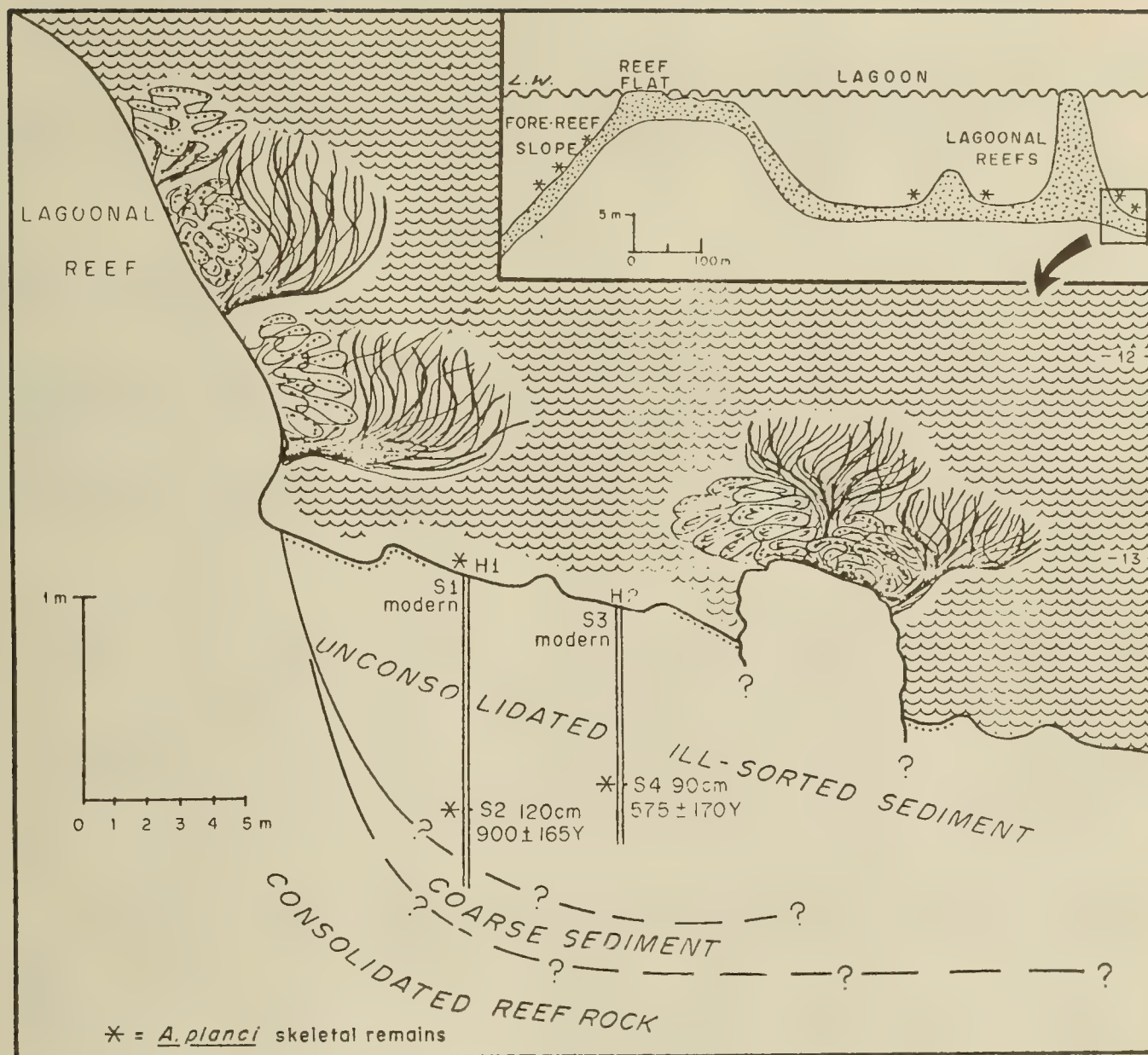


Figure 4. Site in Wallaby Reef Lagoon, showing locations of holes H1 and H2 and samples S1 through S4. See also Table 1. Inset is a cross section of a typical reef, showing the location of *A. planci* skeletal material in surface sediment.

Table 1. Location and age of samples from site in Wallaby Reef Lagoon. Also see Figure 4.

Sample	Location	Age (years BP)*	Remarks
S1	Surface, Hole H1	-15 ± 20	Contemporaneous <u>A. planci</u> present, 3 fragments
S2	120 cm, Hole H1	900 ± 165	<u>A. planci</u> present, 2 fragments
S3	Surface, Hole 2	60 ± 120	Contemporaneous
S4	90 cm, Hole 2	575 ± 170	<u>A. planci</u> present, 4 fragments

* ¹⁴C dating carried out by Krueger Enterprises Inc., Geochron Laboratories Division.

Fifty four subsurface "cores" were collected from 27 different reefs (Appendix 1, Fig. 1; excluding Heron and Wistari Reefs, from 19°30'S (Gould) to 14°39'S (Lizard Island)).

In all instances the substrata were unconsolidated and very poorly sorted, the proportion of coarser components (generally Acropora spp. sticks) and the amount of compaction increasing with depth (Fig. 2).

DISCUSSION

Surface Sediments

No evidence of contemporaneous aggregations were observed where samples were collected on 'Type D' reefs. In most cases, particularly in the north of the Province, these reefs were healthy and viable, however 80% of the sites sampled from within those environments where Acanthaster skeletal debris might be expected to accumulate (inset, Fig. 4), had fragments in the sediment.

This leads to two possible conclusions:

- a. A 'resident' population of a few individuals per kilometer of reef sheds enough skeletal material to be detected in a random sampling of specific environments.
- b. There has been more recent 'aggregation activity' than previously considered, with subsequent regeneration of the reef fauna, particularly hard corals.

The first possibility is unlikely in view of the findings on 'Type A' reefs where 'resident' populations of the starfish are known (e.g., Heron Reef).

Subsurface Sediments

Specific horizons in 41 of the 'cores' from 22 different reefs were found to contain A. planci skeletal debris in quantities similar to those found in surface sediments from 'Type B and C' reefs (Appendix 1).

Although A. planci remains were present on, or just below, the contemporary surface at 17 of the sites, they are not found throughout the entire sediment column. Therefore, the possibility of vertical redistribution of recent Acanthaster material by bioturbation (Clifton and Hunter, 1973) or some other mechanism appears to be negated, or at least confined to the uppermost few centimeters of substrate. Further, the progressively older sediments in sequential horizons in some 'cores' (e.g., 'core 1,' Gilbey Reef) indicate that mixing of recent materials does not extend very deep into the substratum.

There are relatively few Acanthaster skeletal fragments in the samples, and these might be interpreted out of context as the remains of individual starfish. However, if all the data are taken into account with reference to reef 'Types A, B and C' where the recent history of aggregations is known, together with a consideration of the considerable dilution of skeletal fragments from a single individual in the mass of reef material, and the random sampling, it seems unlikely that this is the case. Further, Soutar and Isaacs (1969) for example, by counting scales preserved in sediments, were able to demonstrate marked changes in the relative abundance of certain pelagic fish species. This conclusion was based on very few scales per sample.

The subsurface occurrences of Acanthaster skeletal debris can therefore be considered conclusive evidence of previous aggregations.

Age of Previous Aggregations

Radiocarbon age dates were obtained for 32 specific horizons containing A. planci material in 20 of the 'cores.' These range from 'contemporaneous' (0 - about 25 cm), to 3,355 years before present at 115 cm on Hastings Reef (Appendix 1).

Whether or not the exact age of the previous individual aggregations of A. planci is absolutely represented by these dates is open to question. The admixture of younger carbonate material to the 'A. planci bearing' sediment while still in the zone of bioturbation immediately after deposition, might be considered to 'minimize' the ages. However, there is no doubt that the previous aggregations took place a considerable time ago.

CONCLUSIONS

There appears to be a very rough clustering of the radiocarbon ages of previous aggregations at 250-300 year intervals. If this clustering is real, it indicates population increases ('explosions') periodically at that interval.

If, however, the clustering is an artifact, then there is an almost continuous range of ages indicating that A. planci aggregations have been continually present in the region of the Province investigated for a considerable time.

Irrespective of whether their occurrence is periodic, or they are present at all times, large aggregations of Acanthaster planci are not abnormal, but are a natural phenomenon inherent in the ecology of coral reef systems.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was carried out during the tenure of a Queen's Fellowship in Marine Science at the University of Sydney and was supported by grants from the Australian Department of Science, through the 'Advisory Committee on Research into the Crown-of-Thorns Starfish,' and from the Australian Research Grants Committee.

Thanks are due to Glen French, Glen Millott, Peter Roy, Lynton Spencer, and Paul Watson for assistance in the field.

REFERENCES

- Brown, T. W., and Willey, K. 1972. Crown-of-Thorns. The death of the Great Barrier Reef? Angus and Robertson, Sydney, 128 p.
- Clifton, H. E., and Hunter, R. E. 1973. Bioturbational rates and effects in carbonate sand, St. John, U. S. Virgin Islands. Jour. Geol. 81:253-268.
- Dana, T. F. 1970. Acanthaster: A rarity in the past? Sci. 169, p. 894.
- Dana, T. F., Newman, W. A., and Fager, E. W. 1972. Acanthaster aggregations: Interpreted as primarily responses to natural phenomena. Pac. Sci. 26:355-372.
- Endean, R. 1973. Population explosions of Acanthaster planci and associated destruction of hermatypic corals in the Indo-West Pacific region. pp. 389-438, in: Biology and Geology of Coral Reefs, Vol. 11. Jones and Endean, eds.
- _____. 1974. Acanthaster planci on the Great Barrier Reef. pp. 563-576, in: Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Vol. 1. Great Barrier Reef Committee, Brisbane.
- Endean, R., and Chesher, R. H. 1973. Temporal and spatial distribution of Acanthaster planci population explosions in the Indo-West Pacific region. Biol. Cons. 5:87-95.
- Frankel, E. 1975. Acanthaster in the past: Evidence from the Great Barrier Reef. Crown-of-Thorns Starfish Seminar Proceedings. Aust. Govt. Pub. Service, pp. 159-165.
- _____. In press. Acanthaster in the past: Evidence from the Great Barrier Reef. Sci.
- _____. In prep. Identification of echinoderm skeletal debris: Morphology, microtexture and ultrastructure.

- Madsen, F. J. 1955. A note on the sea star genus Acanthaster.
Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. 117:179-192.
- Newman, W. A. 1970. Acanthaster: A Disaster? Sci. 167:1274-1275.
- Newman, W. A., and Dana, T. F. 1974. Acanthaster: Tests of time
course of coral destruction. Sci. 183:103.
- Pearson, R. G. 1975. Coral reefs, unpredictable climatic factors and
Acanthaster. Crown-of-Thorns Starfish Seminar Proceedings.
Aust. Govt. Pub. Service, pp. 131-134.
- Randall, J. E. 1972. Chemical pollution in the sea and the Crown-of-
Thorns Starfish. Biotropica 4:132-144.
- Reese, E. S. 1966. The complex behaviour of echinoderms. pp. 157-218,
in: Physiology of Echinodermata. R. A. Boolootian, ed.
Interscience, New York.
- Shinn, E. A. 1968. Burrowing in recent lime sediments of Florida and
the Bahamas. Jour. Paleont. 42:879-894.
- Soutar, A., and Isaacs, J. D. 1969. History of fish populations
inferred from fish scales in anaerobic sediments off California.
Calif. Mar. Res. Comm. CalCOFI 13:63-70.
- Vine, P. J. 1973. Crown-of-Thorns (Acanthaster planci) plagues: The
natural causes theory. Atoll Res. Bull. 166:1-10.
- Walsh, R. J., Harris, C. L., Harvey, J. M., Maxwell, W. G. H.,
Thomson, J. M., and Tranter, D. J. 1971. Report of the Committee
on the Problem of the Crown-of-Thorns Starfish, 45 p.

Appendix 1. Summary of results of all samples from Great Barrier Reef Province analyzed for Acanthaster planci skeletal remains.

Locality	Previous <u>A. planci</u> * History (Type)	No. Surface Samples	No. Surface Samples W <u>A.p.</u>	No. Fragments/kg (Average)	No. Bore Holes	Total Depth (cm)	<u>A.p.</u> Present (Depth cm)	No. Fragments/kg	¹⁴ C Age (Years B.P.)
Lady Musgrave 23°27'S 151°55'E	None known (A)	11	-	-					
One Tree 23°30S 152°04'E	None known (A)	9	-	-					
Wistari 23°28'S 151°52'E	None known (A)	17	-	-					
Heron 23°27'S 151°55'E	None known (A)	38	-	-	1	250	-		
					2	135	-		
					3	80	-		
Unnamed 21°25'S 151°47'E	No data (D)	4	-	-					
Rip Cay 20°51'S 151°04'E	No data	5	-	-					

Appendix 1. (continued)

Locality	Previous A. Planci* History (Type)	No. Surface Samples	No. Surface Samples W A.P.	No. Fragments/kg (Average)	No. Bore Holes	Total Depth (cm)	A.P. Present (Depth cm)	No. Fragments/kg	¹⁴ C Age (Years B.P.)
Eddy 17°47'S 146°27'E	Normal (1970) (D)	5	3	2	1	80	50	2	
								3	
								1	
Potter 17°42'S 146°33'E	Normal (1971) (D)	4	1	1	1	105	15	3	Contemporaneous
								1	
Ellison 17°43'S 146°24'E	Infested (1966) (B)	10	3	5	1	120	30	4	Contemporaneous 145 ± 85
								6	
								6	
								5	
								6	
								9	
Gilbey 17°35'S 146°35'E	Normal (1969) (B)	4	2	2	1	120	30	5	110 ± 95
								4	
								5	

Feather 17°32'S 146°22'E	Infested (1966) (B)	2	1	1	1	30	30	1	
					2	30	-	-	
					3	45	15	2	
							45	2	
Flora 17°11'S 146°17'E	Infested (1966) (B)	6	3	2	1	95	70	7	350 ± 125
					2	98	75	12	320 ± 120
Maori 17°06'S 146°21'E	Normal (1966) (D?)	7	2	3	1	45	15	2	
							45	1	
					2	45	30	2	
							46	3	
Sudbury 16°57'S 146°10'E	Infested (1966) (B)	7	4	3	1	112	75	4	230 ± 100
					2	108	75	6	215 ± 125
							100	8	
Moore 16°52'S 146°13'E	Infested (1966) (B)	3	1	12	1	65	65	2	
					2	35	-	-	
Green 16°46'S 145°59'E	Infested (1966) (B)	71	42	4	1	185	167	6	610 ± 135
					2	182	60	3	<200
							165	10	315 ± 110
					3	214	45	6	
							105	7	
							200	5	
Upolo 16°40'S 145°56'E	Infested (1967) (B)	3	-	-	1	167	-	-	
Michaelmas 16°35'S 146°00'E	Infested (1966) (B)	6	-	-	1	138	130	4	1250 ± 140
					2	120	90	6	
Hastings 16°31'S 146°00'E	No data (D)	3	-	-	1	124	45	4	
							115	6	3355 ± 150

Appendix 1. (continued)

Locality	Previous A. planci* History (Type)	No. Surface Samples	No. Surface Samples W A.P.	No. Fragments/kg (Average)	No. Bore Holes	Total Depth (cm)	A.P. Present (Depth cm)	No. Fragments/kg	¹⁴ C Age (Years B.P.)
Tongue 16°19'S 145°45'E	Infested (1966) (B)	7	4	3	1	68	50	3	415 ± 125 665 ± 120
								4	
								5	
Opal 16°13'S 145°52'E	Normal (1966) (D)	6	-	-	1	180	120	5	805 ± 135 1145 ± 125
								3	
								4	
								4	
St. Crispins 16°07'S 145°52'E	Infested (1966) (B?)	4	-	-	1	65	-	-	
								-	
Escape 15°49'S 145°49'E	No data (D)	4	2	3	1	90	30	3	425 ± 130
								5	
								6	
Unnamed 15°30'S 145°46'E	No data (None) # (D)	4	2	3	1	120	120	3	415 ± 125
Unnamed 15°22'S 145°45'E	No data (D)	4	1	2	1	46	-	-	
								-	
								30	
					3	75		5	<200

Unnamed 15°00'S 145°43'E	No data (None) # (D)	4	3	4	1	98	30	3
Ribbon 14°55'S 145°43'E	No data (None) # (D)	4	-	-	1	90	30 70	3 3
Lizard 14°39'S 145°28'E	Infested (?)* (B)	6	-	-	1 2	167 137	150 130	2 6
Tydeman 13°59'S 144°30'E	No data (None)φ (D)	3	-	-				
Clack 14°05'S 144°15'E	Normal (?)# (B)	4	3	3				
Corbett 14°00'S 144°05'E	No data (None)φ (D)	2	1	2				
North 1 13°32'S 144°04'E	No data (None)φ (D)	5	4	4				
Tijou 1 13°14'S 143°57'E	No data (None)φ (D)	5	3	3				
Tijou 2 13°07'S 143°57'E	No data (None)φ (D)	5	3	3				
North 2 12°53'S 143°50'E	No data (None)φ (D)	5	4	3				

* Unless otherwise stated, data from Endeian and Stablum (1975).

Pearson and Endeian (1969).

φ Pearson and Garrett (1975).

AN INFORMATION ANALYSIS APPROACH TO ZONATION
PATTERNS OF THE CORAL GENUS ACROPORA
ON OUTER REEF BUTTRESSES

Carden Wallace¹ and M. B. Dale²

INTRODUCTION

The coral genus Acropora poses formidable problems for both taxonomists and ecologists. Most skeletal features usually used in coral taxonomy are reduced or absent in this genus. A high degree of morphological versatility is attained by means of an axial branching pattern, where a central polyp increases in length and buds off radial polyps from its sides. Any radial polyp has the potential to become axial itself, and to introduce a secondary branching situation. The relative importance of secondary branches is highly variable and commonly the growth form pattern is dominated by the side branches rather than a main stem, a situation superficially similar to that seen in Angiosperm plants (Vermeij, 1974).

With such a flexible growth scheme, adaptive solutions might be made by the individual colony as well as by the species, and the task of determining even morphological species limits within the Acropora has not yet been accomplished. The situation still existing is basically that described for corals in general by Hoffmeister (1925): "Ordinarily, if we think a specimen is far enough removed from a recognized and described type to suite our own personal views, we give it another specific name."

In the Great Barrier Reef Province, this genus dominates the coral cover of the reef front. In reefs of the central Great Barrier, which are without an algal rim, the most luxuriant and diverse Acropora assemblages are usually along the south-western to southern reef front. These give an impression of some structural zonation patterning, possibly determined in terms of colony shapes. One of these reefs ("Big Broadhurst" Reef, 147°44'E; 18°15'S) (see Figure 1) was chosen as the study area. The reef buttresses here support an Acropora assemblage of such abundance that other genera are almost entirely excluded (see plates 1, 2 and 3). I was interested to see how the reef buttresses might be defined in terms of the patterns of Acropora distribution and abundance, and whether particular characteristics of the Acropora present might be responsible for the patterns.

¹ Queensland Museum, Gregory Terrace, Brisbane, Queensland, Australia

² Div. of Tropical Agronomy, CSIRO, Cunningham Laboratory, Brisbane, Queensland, Australia

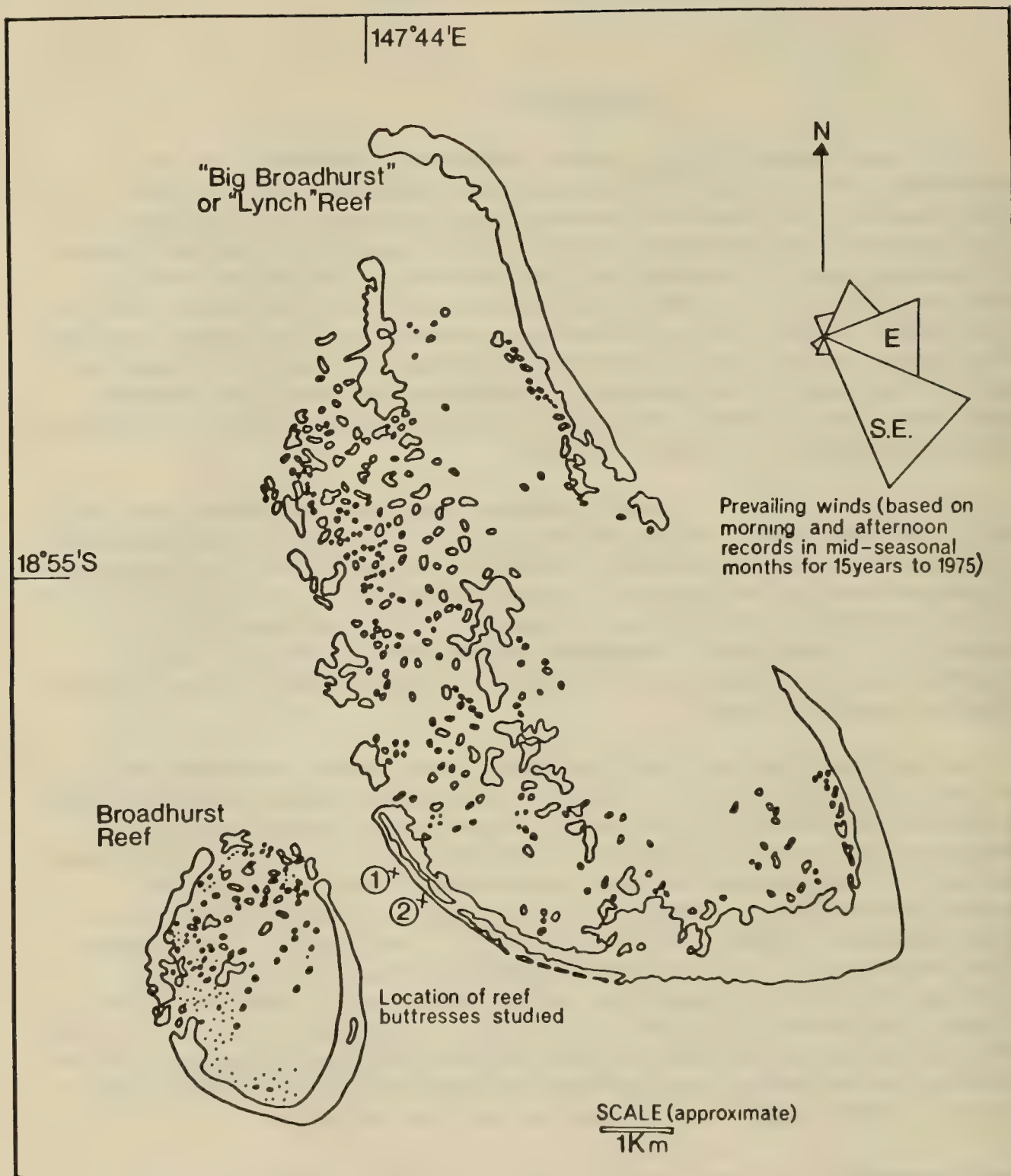


Figure 1. Map of study area, with crosses indicating positions of first and second reef buttresses studied.

METHODS

Two reef buttresses about 400 m apart were studied, using the line transect method adapted from plant community methods by Loya (1972). Line transects of 10 m length and marked in meter sections were run parallel to the reef front on these buttresses, at 1 m intervals. The transect series began on the outer reef flat, 12 m before the beginning of the drop-off, and proceeded outwards across the flat and down the reef slope until no more Acropora were encountered (see Figure 2). Values are given in parentheses for those transects in which the transect number was altered for computer analyses. Transects devoid of corals were not used in the analyses.

The 10 m transect length was necessitated by the shape of the buttresses, which have, as well as a frontal face, a less-defined face dropping to the floor of the surge channel at about 10 m from the reef top. A 10 m transect length was the maximum at which a uniform depth would be maintained for the whole sample in some sections of the slope.

Each transect was worked in the following way: each Acropora colony under the line was identified with a field name, measured, and a piece of the colony collected. The field identification was useful as a cross-check in later laboratory identification.

In the laboratory the cleaned skeletal specimens were examined for morphological continuities, and identified from the literature with the aid of accumulated comparative material and type material on loan.

A total of 41 "species" could be differentiated on the basis of morphological continuity and similarity in some live characteristics. Each of these was given a code number, appended if possible with an identification. It was highly probable on my evidence that the colonies in each of these groups were members of a single population. A second sorting lumped together those "species" which, despite certain discontinuities, I consider may prove to be single species. This group, "the lumped species," had 27 members.

The material was then reclassified in terms of the shape of the colony, expressed as 11 shape categories, then in terms of the structure of the radial corallites, expressed in nine categories.

Coding

Each transect could now be described in terms of the members present and their abundance (in terms of extent under the line). This information could be sorted by hand or by computer.

Sorting

A set of classificatory and ordination programs was run on the transects. The diversity measure was an information statistic which used the abundance data. The classificatory program, now in general

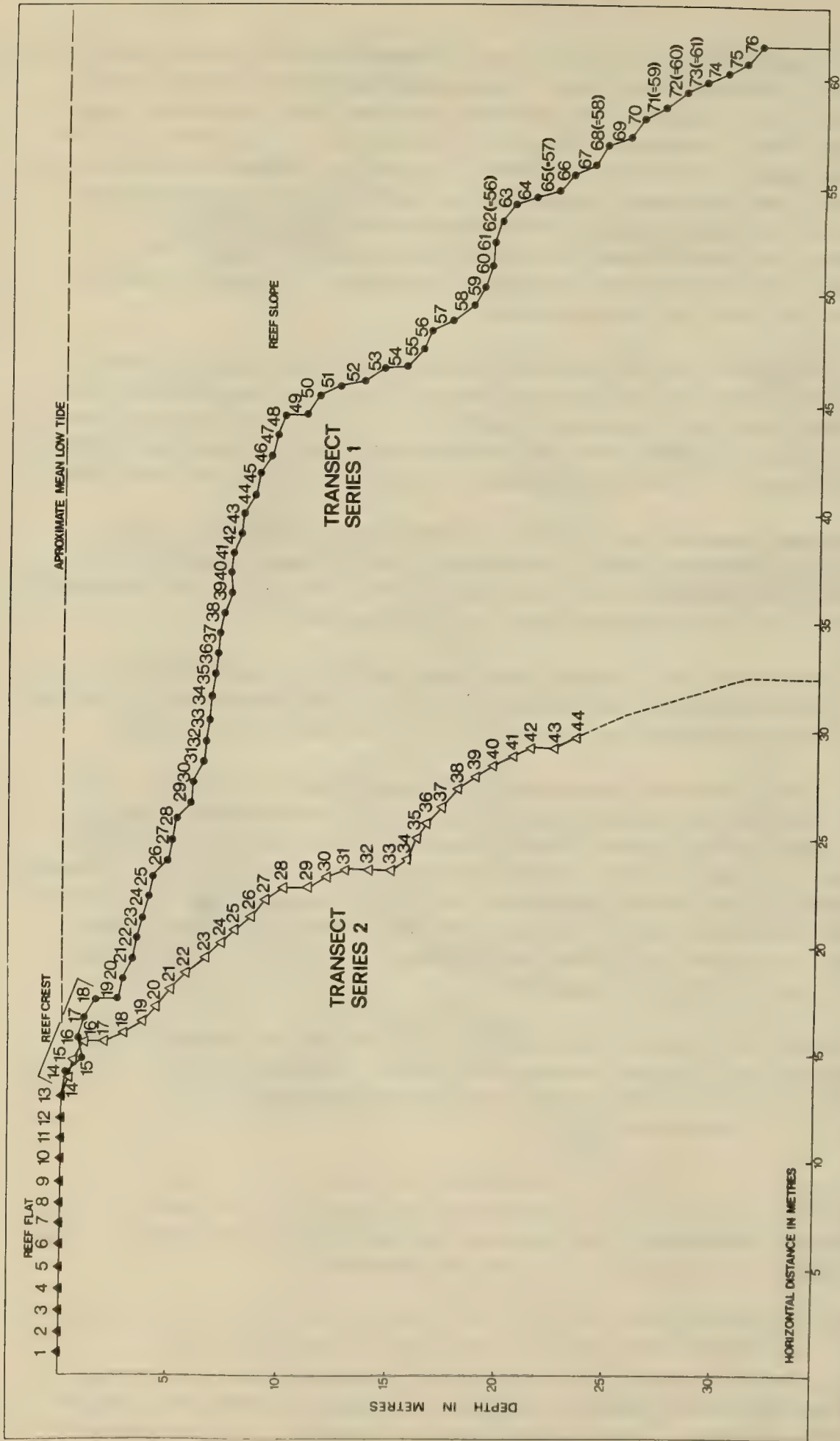


Figure 2. Profiles of the two buttresses studied. Numbers represent transect positions. Bracketed numbers are given where the transect number was altered for the programs.

use in Australia, is referred to as CENTPERC 2 (see Dale, Lance, and Albrecht, 1971). The ordination program, code-named GOWER, sorts the information content of each transect into seven coordinates and plots the first three of these (Gower, 1966). Both programs were analysed by further programs ("GROUPER" and "GOWERCORE"), which assess the contribution of the various characters to the result. These programs were chosen and run by Mike Dale, of CSIRO Division of Tropical Agronomy, Brisbane. In addition to these normal (i.e., R-type) analyses, an inverse (i.e., Q-type) package of the same programs was run for the first series "unlumped species." The program devised by Williams and Lambert (1961) was used (see also Sneath and Sokal, 1973, p. 436).

RESULTS

The Ordination Programs

Ordination methods probably allow a less artificial result than classifications, which assume groupings of some sort must be obtained (Greig-Smith, 1964, p. 158). The ordinations for all categories in this study gave a similar pattern: when consecutive transect-numbers were joined an overall horseshoe-shaped curve resulted (see Figures 3 & 4). This result is classically obtained with ordination of serially-arranged samples (e.g., for temporal series in archaeology, Kendall, 1971). The curve indicates the non-linear nature of the data. A strong disjunction can be seen in the pattern in the first axis. All of the reef flat values are highly negative, reef crest values (i.e., transects to either side of transect 12) tend to be low negative, and reef slope values are positive. In the second axis a slight disjunction is related to abundance.

The Classificatory Programs

Results of these are expressed as a series of dendrograms in Figure 5. The expectation from these programs is that any zonation patterns will be shown up by the strength of grouping amongst neighboring transects. In addition, grouping amongst adjacent transect-groups will give an indication of a sequential pattern in the zonation.

Both phenomena occur. The contents of the groups are of primary interest, and the arms of the dendrograms are, of course, free-swinging around the points of fusion. In the figures these are allowed to fall as far as possible into positions which will best indicate any sequential pattern in the results:

- a. It will be seen in all cases that a strong reef flat grouping (transects 1 to 9 or 10) occurs.
- b. Transects on either side of the reef crest line (transect 12) are capricious, but tend to associate more with reef flat transects than with those below. These transects have attributes from both the reef flat and reef slope, and no corals exclusively occur here.

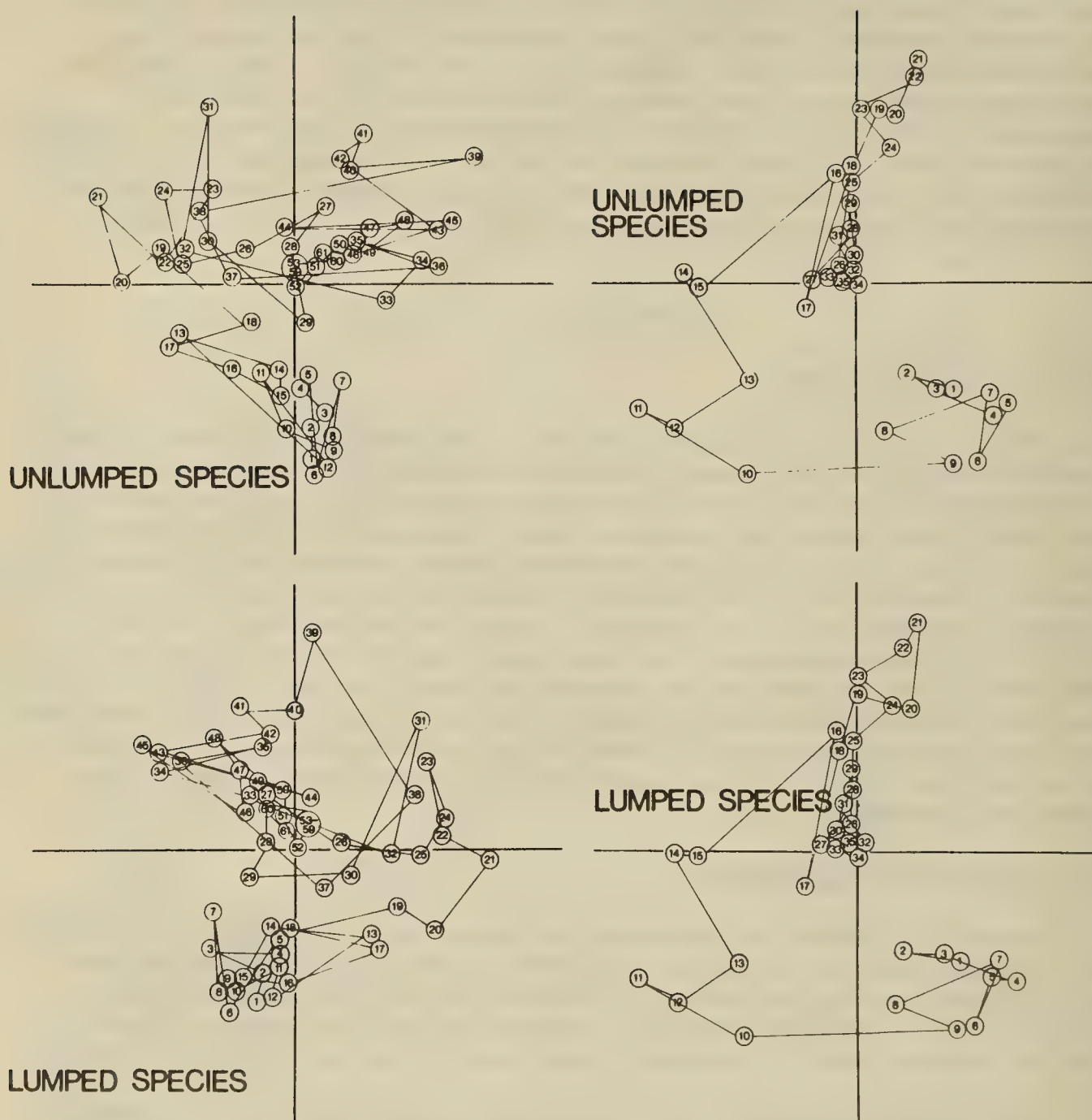


Figure 3. Ordination along first two axes for unlumped and lumped species categories: left side series 1, right side series 2. Circled numbers represent transects (sites). Consecutive site numbers are joined by a straight line.

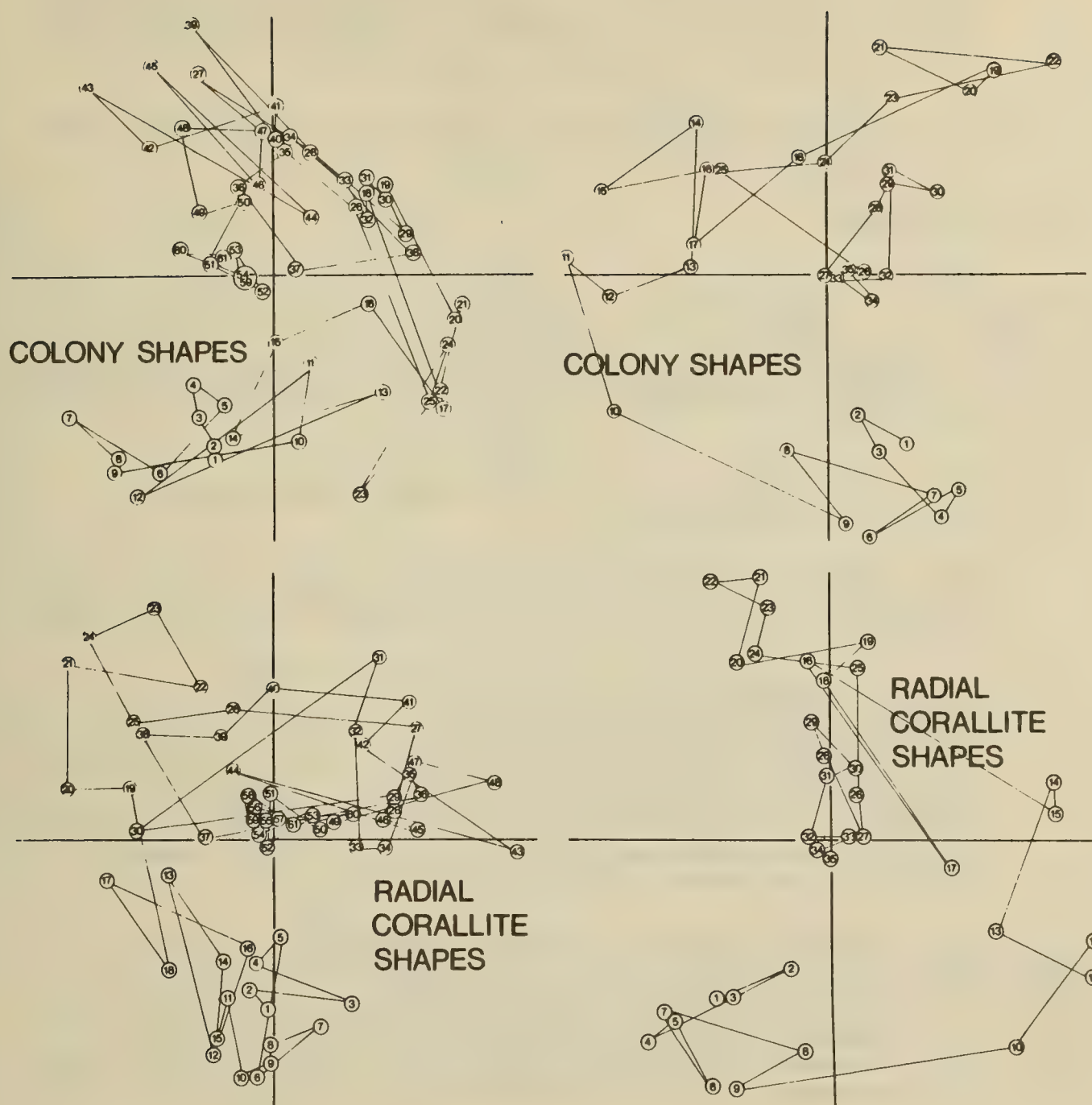


Figure 4. Ordination along first two axes for colony shapes and radial corallite shapes categories: left side series 1; right side series 2. Circled numbers represent transects (sites). Consecutive site numbers are joined by a straight line.

- c. In some cases, particularly the first two programs for transect series 2, transects at the bottom of the series (near transect 35) group with those in the crest zone. This phenomenon can be attributed to low information content, the almost-empty transects being accepted into the dendrogram where they will least upset the grouping procedure.
- d. In the first series, the groupings within the reef slope zone always include one very large group.

The Inverse Program

"Inverse analysis" is a term coined by Williams and Lambert (1961) to describe the classification of species into groups by manipulation of quadrat data. Results of the inverse classification and ordination are given in Figure 6. These results reflect the patterns of the normal analyses as well as categorizing the species. In the classification, it will be seen that:

- a. Two subgroupings occur, one being compact and containing all reef slope species.
- b. The almost ubiquitous species 5, 35 and 4 form unique groups, which then cluster loosely with common reef flat-crest species 6, 8, 10, 11, 40, 41.
- c. Most of the reef slope species cluster very closely into a single group, which also includes the reef flat species 9, 12, 29 (which occur only once). In fact all "rare" species have been attracted into this very large group. Being low in abundance, they behave in the inverse program in an analogous manner to transects low in diversity in the normal analysis (Williams and Lambert, 1961).

In the ordination program, a horseshoe-shaped curve occurs, incorporating all except species high in abundance through most of the samples (species 5, 35, 4). Reef flat-crest species occur as negative on the first axis, and the bulk of the reef slope species cluster together near the center of the axis. The singling out of the ubiquitous species is to be expected in a program sensitive to abundance.

Hand Sorting of Material

The results can also be portrayed in the form of a simple hand-sorted matrix. Figures 7 and 8 display this technique for the "unlumped species" category. In these the disjunction can be seen between transects on the reef flat (above dotted line) and reef slope (below). Some species are almost ubiquitous, but most are restricted either above or below the crest line, with some extension (mainly from above

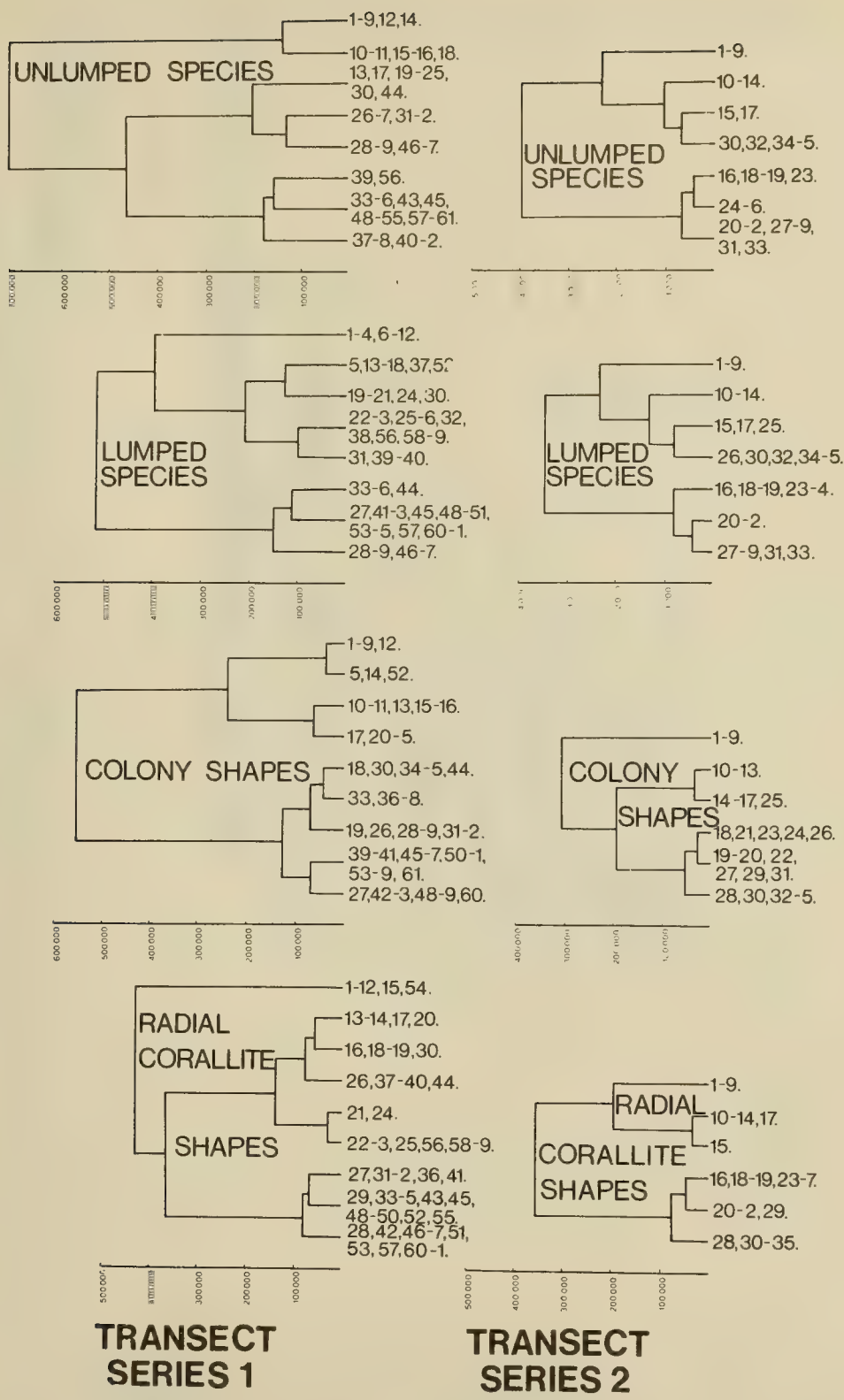


Figure 5. Results of the classificatory programs expressed as dendrograms. Numbers at sides of dendrograms represent sites (transects). Scales indicate information levels.

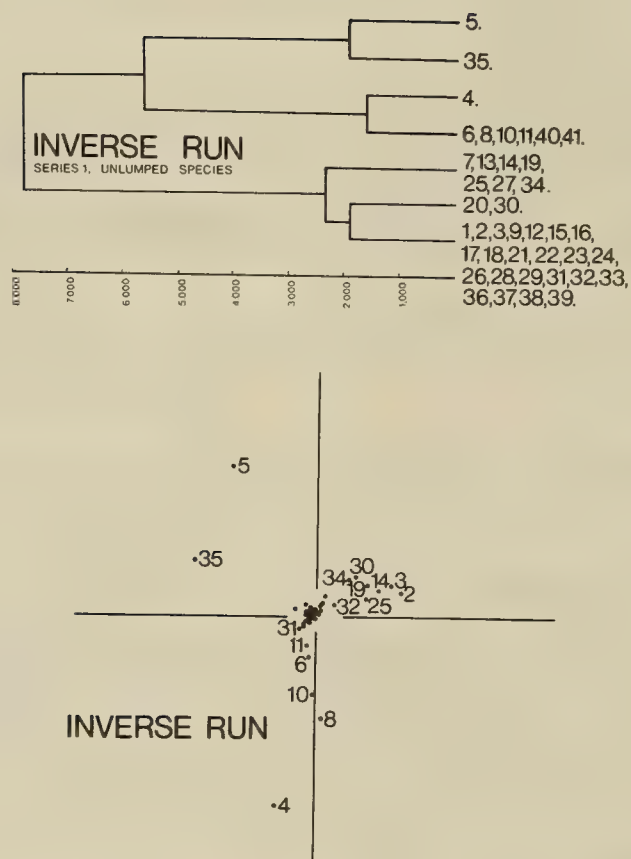


Figure 6. Results of inverse analyses of "unlumped species": dendrogram and ordination. Numbers represent individual species. In the ordination, closely aggregated points in the centre of the axes are left unnumbered. Scale in dendrogram indicates information levels.



Figure 7. Hand-sorting of distribution and abundance of "unlumped species" category for the gradual-slope buttress. (transect series 1). Dotted line marks position of reef-crest transect



Figure 8. Hand-sorting of distribution and abundance of "unlumped species" category for the steep-slope buttress (transect series 2). Dotted line marks position of reef-crest transect.

downwards) into an area around the line. This reef crest area has no unique species; this area might be regarded as a zone of overlap, a transition zone, or an ecological zone in its own right.

In the reef slope zone the hand-sorting appears to show two different patterns: in the first series (gradual reef slope) a sequential increase in the number of species present, with little dropping-out of species; in the second series (steep reef slope), a gradual change in assemblage with almost constant species-numbers. In both series, transects from about 20 m and below are almost or completely devoid of corals. A similar pattern was seen in hand-sortings for all the categories. The pattern was weakest in the "radial corallite shape" data; only two shapes are unique to the reef slope, and none are unique to the flat.

DISCUSSION

Even when the terms of reference include only a single coral genus, the outer reef poses a complex pattern of situations. It may be heuristically useful to define some of these situations with a "jigsaw-solving" approach as units for separate examination, in order to remove some of the non-linearity from the pattern. The units and the methods used to study them do not need to be directly comparable in order to contribute to an understanding of the overall pattern. From this study, four units emerge: three definable as reef localities (from the results of normal analysis), and one as a coral group (from the inverse analysis). They are:

1. The outer reef flat; it more or less coincides with the low tide mark and its physical environment includes variables dependent on the tidal cycle as well as gradients related to horizontal distance from the reef crest. This area supports a number of Acropora species which do not invade the reef slope, and colonies here are either corymbose or flexible-indeterminate forms. The latter can adapt to limits imposed by the tidal level by a low growth profile, which in some cases effectively mimics a corymbose growth form. In this study only the outer 12 m of reef flat was included, and indications are that this included area is the "tail end" of a serial reef flat assemblage.

2. The reef slope; physical gradients are related to depth, and factors correlating with shape characteristics of the slope may be expected to be influential. Again, there is a characteristic Acropora assemblage undergoing a serial change in species and colony shape characteristics from upper to lower assemblage; in this case the study included the whole of the unit. Upper and lower sections have lower diversity than a middle section by all criteria used, and colony-shape characteristics are probably of great importance. In the deeper water transects, abundance is very low, and all species present grow

horizontally: species present include horizontally growing species which also occur in shaded shallow-water situations (Wallace, unpublished) as well as flattened modifications of other reef slope shapes (for five species in this study).

The shallow-water reef slope area in this study was dominated by a small number of species (probably six), of two very different colony shapes: large horizontal plates and indeterminant arborescent bushes. These two shapes seem to partition the available space effectively, and abundance is very high.

Between these extremes of the slope assemblages occurs a high-diversity assemblage; each species is able to attain its most distinctive form, and most of the range of variability within the genus for colony-shape and radial corallite shape is expressed. It seems likely to me that comparative study of this region for a variety of reef-slope regions may yield information on factors important to maintenance of diversity.

This part of the reef slope may not be physically any less unpredictable than other outer reef areas, when the effects of major catastrophic events such as cyclones are considered: "Groove-spur systems..removed from reef fronts" (Stoddart, 1974); "An extensive forest of staghorn Acropora...flattened...at a depth of 20 M" (Pearson, 1975). However, these intermediate depths are below the region of tidal influence, yet above the region where light is a limiting factor to coral abundance (Loya, 1972) and within the upper area of a gradual temperature and oxygen concentration gradient (Wells, 1957). A gentle slope in this region would present minimal gradation of physical factors and allow easy settlement of larvae, as well as access to a large body of nutrient-containing water; this region may well be the most benign region on the reef.

This middle region in the reef buttresses surveyed was gentle in the first case and steep in the second. On the first buttress a high diversity is developed and maintained through the 5-10 m range, with extra species being added into the components, but no species dropping out, so that in 8-10 m water depth most species except the exclusively "reef flat" species co-occur. All colony shapes except the specialized "reef flat" shapes occur, as well as all types of radial corallite. On the second buttress, no such build-up is seen: a lower diversity is maintained throughout the series, and the transects go through a gradual change in species-composition from shallow to deeper water.

I have discussed this elsewhere (Wallace, 1975) and I hope to be able to examine other reef slope shapes, pursuing the hypothesis that in the second buttress the species may be more closely indicating the physical conditions to which they are adapted. In the first set, the benign slope may allow settlement of all reef slope species, providing at least initially a high diversity which must be equated with a high potential for variety of biological interaction.

3. The third unit of interest is the area around the reef crest, from one or two meters before the beginning of the drop-off to three or four meters below. Physically, this is an intersection between the previous two very different units. Biologically it may be defined as a transition zone, with elements from the assemblages to either side. Alternatively it can be seen as a region of physical stresses, the first part of the reef to receive ocean-borne influences and subject to constant short-term disruptive features.

4. A final "unit" emerging from this study, from the inverted programs, is that of the almost-ubiquitous species and colony shapes. These cut across the zonal descriptions, although some characteristics such as colony size and site abundance may change through the series. Interestingly they do not occur in the low abundance deep-water transects. The success of these species relative to that of the remaining colonies is of interest to an understanding of both the genus and the ecological problems posed by reefs. The species belong to two shape categories: wide horizontal plates and arborescent bushes. The first shape is documented as the best light-catching shape for corals (Goreau, 1963), but these species do not occur on the part of the slope where all species flatten out. The three very abundant species pose these and other tantalizing questions and because of their abundance would be ideally suited to population sampling.

Each of the above units lends itself to a different style of hypothesis testing, and these should be explored before a synthesis is attempted.

ACKNOWLEDGEMENTS

The project was part of work financed by a three-year grant from the Advisory Committee on Research into the Crown-of-Thorns Starfish and by the Queensland Museum.

It is a pleasure to acknowledge the advice and support of Yossi Loya, J. W. Wells, and J. Verwey, the access to specimens in the Smithsonian Institution and the British Museum provided by K. Reutzler and P. F. S. Cornelius respectively, and the field and laboratory assistance of many Queensland Museum staff.

REFERENCES

- Dale, M. B., Lance, G. M., and Albrecht, C. 1971. Extensions of information analysis. *Aust. Comput. J.* 3(1):29-34.
- Goreau, T. F. 1963. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef builders. *Ann. New York Acad. Sci.* 109:127-167.

- Gower, J. C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53:325-38.
- Greig-Smith, P. 1964. *Quantitative Plant Ecology*, 2nd ed. Butterworth, London, 256 pp.
- Hoffmeister, J. E. 1925. Some corals from American Samoa and the Fiji Islands. *Carnegie Inst. Washington Pap. Mar. Biol.* 22:1-90.
- Kendall, D. G. 1971. Seriation from abundance matrices. pp. 215-252, in: *Mathematics in the Archaeological and Historical Sciences*. F. R. Hodson, D. G. Kendall, and P. Tautu, eds. Edinburgh Univ. Press.
- Loya, Y. 1972. Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.* 13:100-123.
- Pearson, R. G. 1975. Coral reefs, unpredictable climatic factors and Acanthaster. 2nd Crown-of-Thorns Starfish Seminar Proceedings, Brisbane, 6 Sept. 1974:131-134.
- Sneath, P. H. A., and Sokal, R. R. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco, 573 pp.
- Stoddart, D. R. 1974. Post-hurricane changes on the British Honduras reefs: re-survey of 1972. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium*. 2:473-483.
- Vermeij, G. J. 1974. Adaptation, versatility and evolution. *Syst. Zool.* 22:466-477.
- Wallace, C. 1975. Distribution patterns of the coral genus Acropora on the reef slope: a preliminary report. 2nd Crown-of-Thorns Starfish Seminar Proceedings, Brisbane, 6 Sept. 1974:81-107.
- Wells, J. W. 1957. Coral Reefs. *Geol. Soc. America. Mem.* 67:609-631.
- Williams, W. F., and Lambert, J. M. 1961. Multivariate methods in plant ecology III: Inverse association analysis. *J. Ecol.* 49:717-729.



Plate 1. Outer reef flat on first reef buttress. Dark patch on left hand side is a surge-channel opening. Acropora humilis, A. digitifera and A. valida (corymbose forms); A. decipiens (low sturdy arborescent); A. corymbosa (horizontal plate).



Plate 2. Upper reef slope on first reef buttress to about 7 m. Large horizontal plates of Acropora corymbosa, A. hyacinthus and A. clathrata; arborescent bushes of A. formosa, A. intermedia and an unnamed species; "bottlebrush-arborescent" A. gravis, and a new "arborescent bracket" species (in mid foreground).



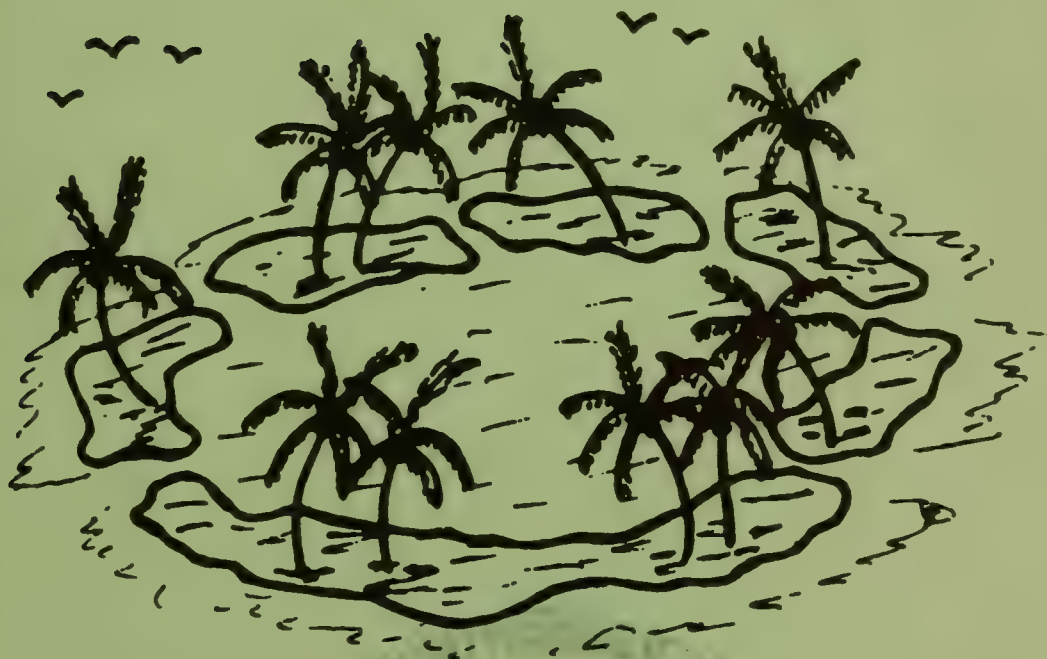
Plate 3. Close-up of high diversity assemblage on first reef buttress at about 10 m. Includes all species in plate 2 except Acropora intermedia, plus A. patula and two other species.

365
A881
SI

ATOLL RESEARCH BULLETIN

221. *PHOENIX ISLANDS REPORT. I:
An Environmental Survey of
Canton Atoll Lagoon, 1973.*

Edited by S. V. Smith and R. S. Henderson



Issued by
THE SMITHSONIAN INSTITUTION
Washington, D.C., U.S.A.

ATOLL RESEARCH BULLETIN

NO. 221

***PHOENIX ISLANDS REPORT. I:
An Environmental Survey of
Canton Atoll Lagoon, 1973.***

Edited by S. V. Smith and R. S. Henderson

Issued by
THE SMITHSONIAN INSTITUTION
Washington, D.C., U.S.A.

September 1978

ACKNOWLEDGMENT

The Atoll Research Bulletin is issued by the Smithsonian Institution as a part of its Tropical Biology Program. It is co-sponsored by the Museum of Natural History and the Smithsonian Press. The Press supports and handles production and distribution. The editing is done by the Tropical Biology staff, Botany Department, Museum of Natural History and by D. R. Stoddart.

The Bulletin was founded and the first 117 numbers issued by the Pacific Science Board, National Academy of Sciences, with financial support from the Office of Naval Research. Its pages were largely devoted to reports resulting from the Pacific Science Board's Coral Atoll Program.

This issue, containing ARB no. 221, is the first of several to appear as each is ready, dealing with the Phoenix Islands, prepared under various auspices, the field work for which has been supported logistically by the U.S. Air Force/SAMTEC. The research for this report was performed by personnel of the Marine Management Office (Naval Undersea Center, Hawaii Laboratory) and by members of the University of Hawaii. It was reproduced for internal circulation as report no. NUC TP 395. The research was funded by the Department of the Air Force, MIPR no. FY7616-74-00-202, and by Environmental Protection Agency Grant no. R800906.

The sole responsibility for all statements made by authors of papers in the Atoll Research Bulletin rests with them, and statements made in the Bulletin do not necessarily represent the views of the Smithsonian nor those of the editors of the Bulletin.

Editors

F. R. Fosberg
M.-H. Sachet

Smithsonian Institution
Washington, D. C. 20560

D. R. Stoddart

Department of Geography
University of Cambridge
Downing Place
Cambridge, England

CONTENTS

Summary	ii
Acknowledgments	ii
Synopsis	1
Canton Atoll Lagoon Physiography and General Oceanographic Observations	5
<i>R. S. Henderson, P. L. Jokiel, S. V. Smith, J. G. Grovhoug</i>	
Water Composition and Biogeochemical Gradients in the Canton Atoll Lagoon	15
<i>S. V. Smith and P. L. Jokiel</i>	
Reef Corals of Canton Atoll: I. Zoogeography	55
<i>J. E. Maragos and P. L. Jokiel</i>	
Reef Corals of Canton Atoll: II. Local Distribution	71
<i>P. L. Jokiel and J. E. Maragos</i>	
Distribution of Inshore Fishes at Canton Atoll	99
<i>J. G. Grovhoug and R. S. Henderson</i>	
Molluscan Distribution Patterns at Canton Atoll	159
<i>E. Alison Kay</i>	
Observations on Terrestrial Surface and Subsurface Water as Related to Island Morphology at Canton Atoll	171
<i>E. B. Guinther</i>	
Initial Distribution	185

SUMMARY

Canton Atoll has a single passage between the ocean and lagoon and has conspicuous environmental gradients from that passage to the back lagoon. These gradients include the physiography of the lagoon floor, water quality, and the diversity and abundance of corals, fishes, and mollusks. The gradients can apparently be attributed either directly or indirectly to circulation and water motion within the lagoon. Those oceanographic characteristics can, in turn, be attributed to the geological history of the atoll, including some human modification of the pass configuration.

In addition to the studies of the atoll lagoon, the characteristics of the groundwater system are noted. Evidence from isolated standing water bodies on the atoll demonstrates that these features show considerable variability, which may be attributed to a combination of the immediately previous history of these bodies as well as to the physiography of the atoll

ACKNOWLEDGMENTS

Thanks are due to the many individuals who contributed to various stages of this study. In particular, thanks are due to the personnel of Canton Atoll for their hospitality and assistance. Mr. Ed Bryan, and Drs. John Wells and Tom Dana provided unpublished data. Technical assistance was provided by Dr. Don Schell, Dr. Jack Randall, Mr. Chuck Peterson, Mr. Dennis Kam, Capt. Richard Callahan, Sgt. James Cameron, Ms. Karen Klein, Ms. Joann Sinai, and Ms. Lorraine Krau.



Phoenix Islands and adjacent island groups.



Canton Atoll.

SYNOPSIS

Canton Atoll* is the largest of eight islands in the Phoenix Islands of the South Pacific Ocean (Frontispiece). The atoll has been the subject of several surveys, most of which have dealt with aspects of the terrestrial biota. The present report is, for the most part, based on a marine environmental survey conducted by the Marine Environmental Management Office (Naval Undersea Center, Hawaii Laboratory) between 27 November and 11 December 1973, at the request of the USAF Environmental Health Laboratory (Kelly Air Force Base, Texas). Scientists participating in the expedition included E. C. Evans III, J. G. Grovhoug, and R. S. Henderson (MEMO); P. L. Jokiel and E. B. Guinther (Hawaii Institute of Marine Biology, University of Hawaii); and S. V. Smith (HIMB/MEMO). Also present was C. T. Peterson (NUC), who not only provided photographic documentation but also assisted in the various scientific tasks. Additional survey information incorporated into this report includes coral observations by J. E. Maragos (HIMB) in September 1973 and both hydrographic information and coral observations by P. L. Jokiel and R. H. Callahan (USAF) in June 1972. In addition, E. A. Kay (Department of General Science, UH) has analyzed and reported on the micromollusks in sediment samples from Canton lagoon.

The primary justification for MEMO and HIMB participating in this expedition was the opportunity to collect a broad variety of biological and physiochemical data for comparing Canton Atoll with other marine environments, the ultimate goal being the development of an environmental range for the objective intercomparison of geographically separated marine environments. In keeping with such a justification, the Canton data have been stored in the Hawaii Coastal Zone Data Bank of the University of Hawaii.

This survey of the Canton Atoll lagoon was undertaken to determine the distribution of abiotic environmental variables and biotic responses to these variables. In particular, there has been an attempt to find what effects, if any, human influence has had on the atoll. As is true for most surveys of remote sites, the available data are largely restricted to a single instant in time. In view of the tremendous meteorological variations, this limited time frame of data is unfortunate. However, the relatively simple physical configuration of the lagoon, some ancillary data which were gathered before and after the major survey, and

*The term "Canton Atoll" is officially sanctioned by the US Board on Geographic Names; the term "Canton Island" will be used throughout in reference to the main island of that atoll.

the interpretation of physiographic features in the lagoon allow far-reaching inferences to be made from this survey.

The Canton lagoon is almost landlocked, with a single pass on the western side of the atoll. Other shallower passes, also along the western side of the atoll and north of the present pass, were artificially closed during causeway construction about 1943. The area of the lagoon is about 50 km², and the mean depth of the lagoon is about 6 m.

The lagoon physiography and biota can be described in terms of four zones. The first of these (the Pass Zone) is within 2 km of the pass and has well-developed patch reefs and coral knolls. The second zone (Line Reef Zone) extends from 2 to 8 km from the pass and is characterized by linear reefs with fewer corals. The third zone (Back Lagoon Zone) is in the most distant, southeastern corner of the lagoon, has few reef structures and very few live corals. The fourth zone (Altered Zone) has reef structures which are physiographically similar to the Pass Zone, but has a live coral distribution which looks more like that in the Line Reef Zone. The ocean reefs of the atoll undoubtedly also show zonation (at least into windward and leeward reefs). During the present investigation virtually all examination of the ocean reefs was confined to the leeward (western and southern) portion of the atoll.

Water is exchanged between the ocean and lagoon by tidal flushing at the single pass. Flushing is most efficient near the pass; throughout the rest of the lagoon, flushing is accomplished less rapidly by tidal and wind mixing. During the time of this survey, and apparently under most conditions at Canton, there is an excess of evaporation over rainfall. Hence, salinity in the back lagoon is almost 40 ‰, or 4 ‰ above oceanic values.

Water enters the lagoon relatively nutrient rich (about 0.6 mmole P/m³, 3.6 mmole N/m³). By the time the water reaches the back lagoon, these nutrients have been depleted to near 0. Based on nutrient and CO₂ budgets, the net organic carbon production was 6 g C m⁻² day⁻¹, and CaCO₃ production was 1.4 g CaCO₃ m⁻² day⁻¹. All metabolic rates were highest near the pass. Most of the CaCO₃ produced in the lagoon remains there and contributes to lagoon in-filling. The high gross and low net organic carbon production indicate that organic products are effectively recycled by the system. Most of the net organic carbon production which does occur is lost from the lagoon.

The distribution patterns of three major groups of organisms were examined: corals, fishes, and micromollusks. A total of 82 coral species from 38 genera were found at Canton. Corals on the slope of the leeward ocean reef appear to be controlled largely by interactions among the various species. Both on the reef flats of the ocean reefs and in the lagoon, the coral distribution is apparently controlled by physical conditions. The number of species and the coral cover in

the lagoon decrease with increasing distance from the pass. Some aspect of circulation, perhaps water motion, is likely to be the major variable controlling this distribution. The number of coral genera observed at Canton is consistent with the generally held idea that coral diversity decreases from west to east across the Pacific Ocean. Comparison of the Canton corals with the biota of other nearby reef areas demonstrates peculiar, and not entirely understood, discontinuities and patterns of dominance from one area to another.

Data from this survey expand the number of fish species reported from Canton Island to 264 species from 50 families. This number is consistent with similarly conducted surveys elsewhere in the Central Pacific Ocean. The fishes also show a general pattern of decreasing numbers and species with distance into the lagoon and away from the pass. As with the corals, the richest fish populations are on the reef slope outside the lagoon. Availability of suitable substrata, largely in the form of corals, is the major parameter controlling the fish distribution. The distributions of selected fish species reveal several distinctive distribution patterns. Several species may be found at any location having adequate substrata. Other groups show subtle variations but a general preference for areas of good reef development.

The third group of organisms examined during this study was the micro-mollusks. A total of 90 species was recorded. These could be divided into three assemblages: slope of the seaward reef, outer lagoon, and inner lagoon. The seaward reef sample has a low standing crop and high diversity, while both lagoon assemblages have higher standing crops and lower diversities. Some aspect of water composition, perhaps salinity, is postulated to be a major control in these molluscan distribution patterns. Turbidity of lagoon water and the nature of available substrata may also be major controlling variables.

There are common characteristics to all three groups of organisms. The outer reef slope on the leeward side of the atoll has a high species diversity, and competitive pressures seem likely to be the dominant influence on composition. The lagoon biota become progressively less diverse with distance from the pass. Various physical factors can be called upon to explain this diminishing diversity.

Sampling of water bodies on the atoll reveals that these features are also related to the physiography of the atoll. Standing water occurs in various low spots on the atoll, and major groups of ponded water bodies have salinities ranging from well below to well above oceanic values. These patterns must record, in part, the degree of connection between the ponds and the ground-water system of the atoll. Highest salinity values are found in the largest water bodies, which probably have a relatively slow exchange with the groundwater. Nutrient and chlorophyll levels show no such common patterns from one water body to another. It appears that the composition of each pond is sensitive to its immediately previous environmental history.

Thus, the physiography of the atoll, and therefore in large part the geological history of the atoll, exerts major control on both the biotic and abiotic characteristics of the lagoon. Man's effect on the aquatic aspects of the ecosystem can also be expressed in terms of physiography. Alteration of pass configuration along the western side of the atoll has clearly changed circulation, water composition, and biotic composition. On land, man has altered the topography and therefore the characteristics of water bodies. With local exceptions, these artificial effects have apparently been small in comparison with the natural processes of physiographic change over the past several thousand years.

**CANTON ATOLL LAGOON PHYSIOGRAPHY AND GENERAL
OCEANOGRAPHIC OBSERVATIONS**

by

R. S. Henderson

P. L. Jokiel

S. V. Smith

J. G. Grovhoug

ABSTRACT

The four major physiographic zones of the Canton Atoll lagoon are defined as the Pass Zone, the Line Reef Zone, the Back Lagoon Zone, and the Altered Zone. Each of these zones has a characteristic physiography, biota, and water quality. The Altered Zone is noteworthy, because it appears to have originated from the degradation of other zones brought about by dredge and fill operations. There does not appear to be any other major artificial damage to the lagoon, aside from direct mechanical destruction by dredging.

The predominant aspects of lagoon circulation are wind drift and tidal flow. Although lagoon tides show a pronounced lag with respect to the ocean tides, there is no measurable amplitude attenuation from the ocean to the back lagoon.

GENERAL OBSERVATIONS

The Canton Atoll lagoon may be divided into four major physiographic zones: the Pass Zone, the Line Reef Zone, the Back Lagoon Zone, and the Altered Zone. Approximate boundaries of the zones are shown in the Frontispiece. These lagoon zones, although shown as distinctly bounded, are broadly transitional from one to another.

Within the Pass Zone, extending to approximately 2 km from the passage between the ocean and lagoon, tidal flushing is obviously the dominant factor in maintaining an environment that is rich in biota and that has nearly oceanic water quality. Patch reefs are the most common physiographic features in this zone, especially immediately east and southeast of the pass. Nearly half of the lagoon floor in this zone was dredged during the construction of seaplane runways and a ship-turning basin. Figure 1 is an air photograph showing much of the Pass Zone and part of the Line Reef Zone.

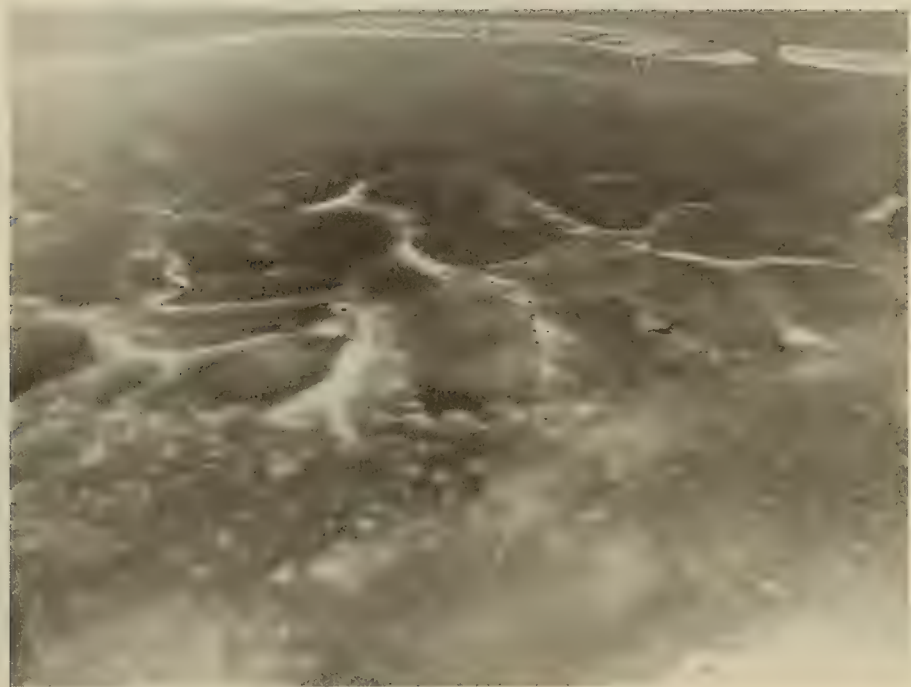


Figure 1. Oblique air photograph showing a portion of the northeastern lagoon fringing intertidal flats (foreground), linear reefs, and the apparently open-water area of the Pass Zone (background).

In the central lagoon, within a 2 to 8 km distance from the pass, line reefs extending in an approximately north-south direction or interconnected into a cellular network (Fig. 2) are the predominant features. Along the intertidal flats fringing the lagoon in the Line Reef Zone, some reef patches protrude through the sand-covered slope. The crests of these structures are kept free of sediment by relatively high-velocity tidal currents.

The Back Lagoon Zone is the zone most distant from the influence of the lagoon pass (Fig. 3). In this zone, line reefs are lacking, patch reefs are sparse, and most of the hard substratum (including much of the live coral) is covered with a thin layer of fine sediment. Tidal currents are barely discernible.



Figure 2. Oblique air photograph from the northeast, across the lagoon in the Line Reef Zone.



Figure 3. Oblique air photograph from the southeast, showing the Back Lagoon Zone and the edge of the Line Reef Zone.

Some reefs in the Canton Atoll lagoon show definite signs of degradation which have apparently occurred recently (within the last 100 years). These changes are most obvious in the Altered Zone, located in the northwestern corner of the lagoon. Patch reefs are common in this zone, and some line reef structures occur in the southeastern portion of the area. Yet live coral is sparse on the reef and is limited to a small number of hardy species; practically all hard and soft substrata are being covered with fine sediment. At present this corner of the lagoon has poor water circulation, relatively high salinity, low nutrients, and very high turbidity. An explanation for the condition of this zone can apparently be found in human modification of the atoll physiography.

A general description of the atoll prior to 1938 has been compiled from a number of sources (field notes of and personal discussion with E. H. Bryan, Jr.; aerial photographs; and a 1938 survey of the atoll by Henslee Towill).

Before human disturbance, the Canton Atoll lagoon was connected to the open ocean by four entrances along the western side of the atoll (Fig. 4, left).

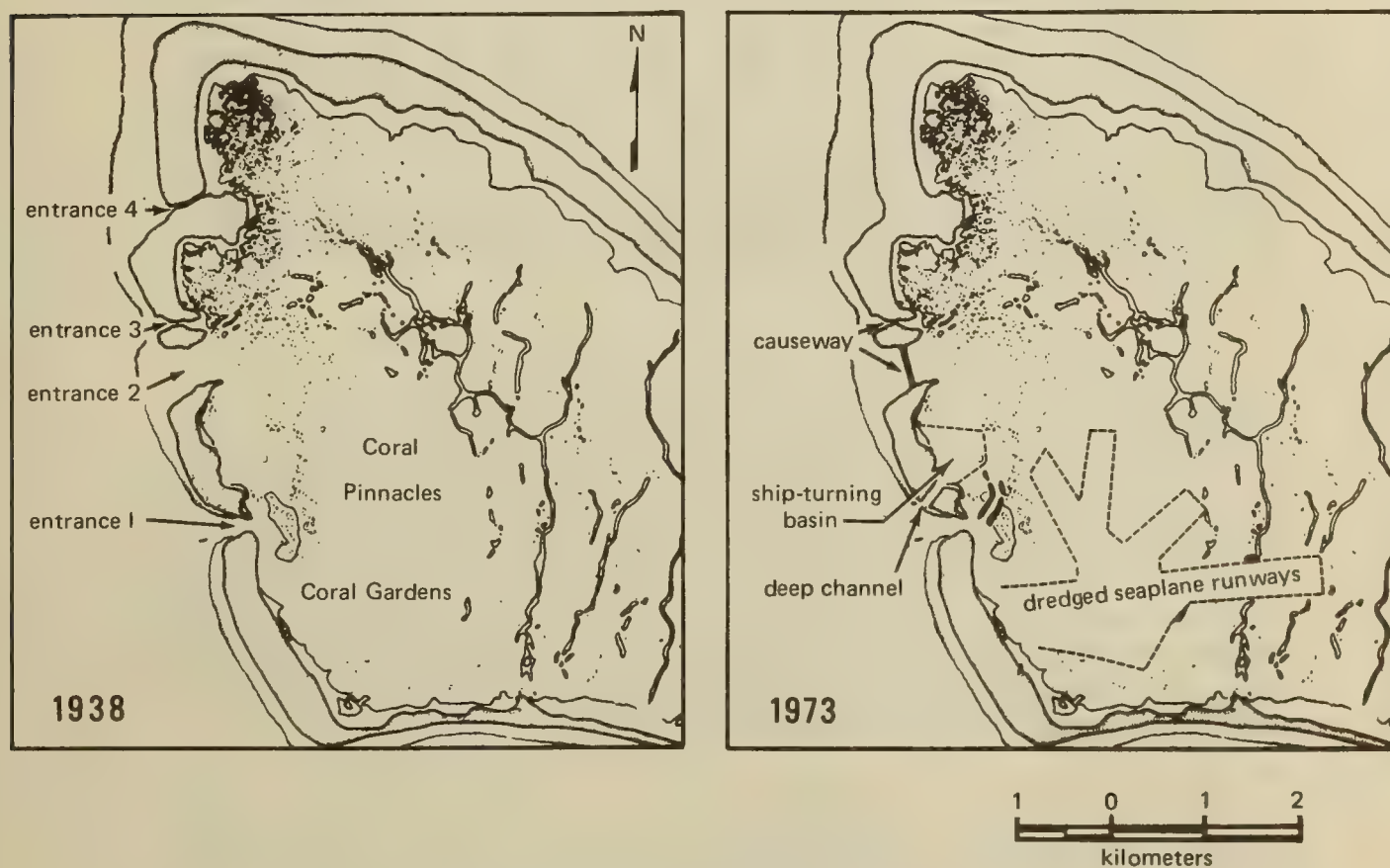


Figure 4. Configuration of the western lagoon and passes in 1938 (left) and 1973 (right).

During the early years of World War II, three of the entrances were closed by causeways, and an additional 8-meter-deep ship channel was cut through the atoll rim, leaving an isolated remnant of land now known as Spam Island, two rows of dredge spoils near the pass, and a small dredged island in mid-lagoon. Entrance 1 still exists; it was deepened in 1943 when the ship channel was dredged (Degener and Gillaspy, 1955). Spam Island, the remaining (double) pass and the dredge spoils can be seen in Fig. 1 and 4 (right).

At the present time, Entrance 1 at its narrowest and shallowest point is approximately 150 m wide and 5 m deep. In his original field notes, E. H. Bryan, Jr. (notes of Whitney South Sea Expedition of the American Museum of Natural History, March 1924; on file at Bishop Museum, Honolulu) described Entrance 1 as “60-150 yards wide, deep, blocked on inside by coral heads.” Entrance 2 was “about 200 yards wide, shallow, full of rocks and coral can be easily waded).” He found Entrance 3 to be “15-40 yards wide in places knee deep, but with deeper pools.” Entrance 4 was “20-50 yards wide, very long and winding, making two turns, deep in spots (up to 10-12 feet), other places shallow (knee deep).” Water seldom flowed through this pass.

The dredge probably was brought through Entrance 1, cutting the channel through the shallow (exposed at low tide) Coral Garden area. This channel is approximately 5 m deep and 100 m wide. Dredge spoils were deposited along the channels, forming long, narrow, steep-sided islands which rise to a height of over 5 m above sea level. The turning basin was cleared and the deep channel was probably dredged from the lagoon side. Later, the seaplane runways were cleared (Fig. 4, right). In terms of altered water circulation, the most significant result of the runway dredging appears to have been the breaching of the line reefs at the end of the east-west runway.

Prior to dredging, much of the water entering Entrance 1 was deflected south by the Coral Gardens Reef, and water velocity through Entrance 1 probably reached nearly 3 m/s. A smaller portion of the water was deflected north. Lush coral growth typified the entire western portion of the lagoon. The line reefs (called “cross reefs” in Bryan’s 1924 notes) were characterized by what Bryan described as “masses of forked, candelabra-like, brown, sharp-tipped coral, which rises out of the water.” Undoubtedly he was describing *Millepora*. He also noted the presence of “purple coral.” This coral was probably *Montipora tuberculosa*, which is quite eye-catching at Canton and is still to be found on the shallow patch reefs near the pass. Bryan found the back lagoon to be comparatively free of corals, a condition which persists to present times.

Although Entrances 2, 3, and 4 were shallow and probably did not provide as high a volume exchange as Entrance 1, their presence was obviously of great importance to the flushing and circulation of the northwestern lagoon. Without these nearby sources of oceanic water, the patch reefs have ceased normal

growth; the general environment of the Altered Zone is more nearly like that of the back lagoon. Closing the northern passes apparently did not reduce the total volume of tidal exchange of the lagoon, as evidenced by the tide-gauge data, which show no attenuation of tidal amplitude from the ocean to the back lagoon (Fig. 5). However, this change did greatly affect the circulation velocities and patterns of the western lagoon. Most of the lagoon environment located beyond the Pass Zone and Altered Zone areas was probably not appreciably affected by the pass modifications. The distance of most of the lagoon to the nearest pass remained unaltered because of the lagoon and pass geometry.

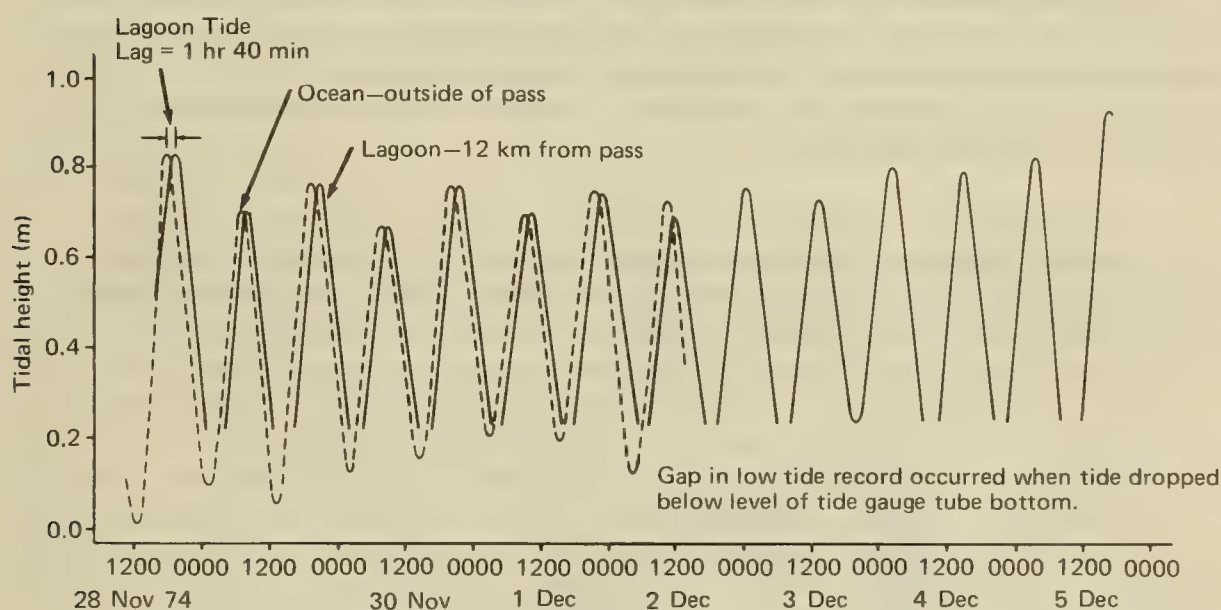


Figure 5. Tide gauge records at ocean station and lagoon station.

Deleterious effects on the marine environment, aside from the purely mechanical demolition of reef structures, are not obvious near the present passes. However, dredging of reef structures within the lagoon has had lasting impact on the circulation and water quality of the inner lagoon zones. For example, in those areas where line reef structures were removed at the eastern portion of the seaplane runway, the edges of the remaining reef are now subjected to only relatively sluggish tidal flow through the deepened channels instead of the strong, shoaling currents that previously crossed these structures. The truncated reef edges exhibit more fine sediment cover, fewer fish, and fewer live corals than undredged portions of line reefs. Thick algal mats and buoyant stringers of algae are common on much of the shallow substrata of these local altered areas.

Aside from the temporary delivery of wind-borne crushed limestone powder (and along with it, possibly ammonia and other terrestrial materials) to the land and lagoon surface of the northern edge of the atoll, no quantitatively significant input of man-made pollutant was noted at the time of this survey.

The intertidal and nearshore areas of the oceanic fringing reef are generally in good health and appear to be unaffected by water exiting the lagoon. Most of the water exiting the lagoon is of approximately oceanic composition because of relatively limited horizontal mixing in the inner lagoon. This plume of water from the lagoon is quickly diluted and dispersed by ocean currents.

Although the intertidal fringing reef flats may appear barren, these areas are important to the atoll biota because of the inconspicuous algal turf that covers most of the surface. Many cryptic organisms (for example, Foraminifera and mollusks) abound in this turf. The turf is grazed by herbivorous organisms and thus provides one of the major food sources in the food web of the reef community. Because of its intertidal location, the turf is vulnerable to pollutants floating on the water surface. Some degree of alteration is presently being imposed upon a small section of the reef flat near the sewage outfall off the northwestern shore of the island.

Two Stevens type F well-level recording devices were installed to compare tide heights and phases at an ocean station immediately outside the pass with a station in the southeastern corner of the lagoon. The locations are labelled TG1 and TG2 on Fig. 6. Figure 5 shows portions of recorder tracings from the two

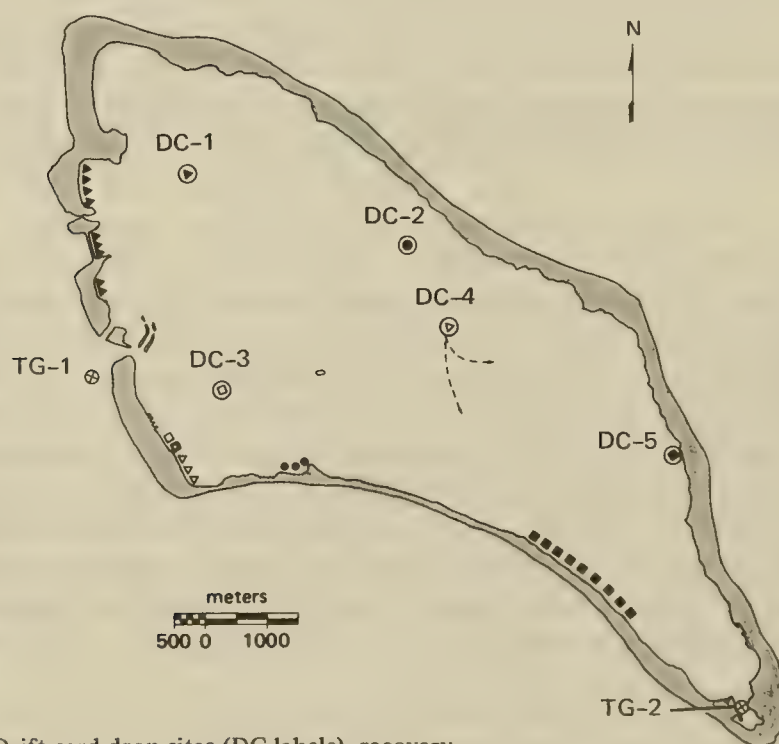


Figure 6. Drift card drop sites (DC labels), recovery sites (unlabelled symbols), and tide gauge locations (TG). Dashed arrows from DC-4 represent dye tracks from bottom-placed dye packet.

stations. There is a 100-minute time lag between the ocean and tidal extremes and those of the lagoon, but no measurable attenuation of tidal amplitude. Some detail may be lost in this tidal record, both because the lagoon gauge became exposed on some low tides and because there was a great deal of high-frequency noise in the ocean record. Nevertheless, the records fail to show the dramatic (about 50%) attenuation which Gallagher *et al.* (1971) observed at Fanning Atoll.

Relatively high-speed tidal currents occur and could be sensed by divers at most locations in the lagoon. Direction of flow is predominantly away from the pass on a rising tide and towards the pass on a falling tide. Along the lagoon shore, the flow is to or from the shoreline (but complicated there by wind drift). Tidal currents are most pronounced as subsurface currents. Dye packets anchored to the bottom or in midwater provided a qualitative impression of flow patterns. The high-speed currents at the pass are tidal, occasionally with an added wind-induced component.

Surface-water wind drift was documented at five lagoon locations by the release of drift cards (flat cardboard milk-carton tops). The release sites are shown in Fig. 6. Such cards indicate how surface, wind-driven pollutants such as oil might disperse; however, the cards reveal little or no information about the wind-driven currents immediately below the water surface. Although the cards tend to move in a general downwind direction, their pattern of movement is not simple. The cards may move some distance off the wind track to one side and then gradually shift their trajectory to another pattern relative to the wind. In some instances, the cards become entrained in small eddies. Part of this behavior undoubtedly can be explained by classical models of wind drift (Ekman currents). The interaction of the tidal currents and the reef obstructions appears to have more important influences on wind-drift patterns. For example, cards released on the upwind side of a reef, but downstream of the reef with respect to tidal flow, were seen to remain "trapped" on the upwind side of the reef even though the top of the reef was submerged by several decimeters. Apparently the tidal currents actually break the surface under these circumstances, with force on the sea surface equal to that of the wind drag.

The net direction of surface drift is ultimately downwind. As shown in Fig. 6, drift cards from all locations except DC-1 were found several days after their release along the lagoon beaches south of the pass. Cards from that single exception (DC-1) were found along the western lagoon shore north of the pass. During the survey period, the wind direction ranged from NE to E.

Incidentally, the drift cards only confirm the pattern suggested by other evidence. Specific recovery sites were sandy beaches heavily littered by flotsam and jetsam. Points or areas clear of recent sand accumulation or debris tended not to collect drift cards.

REFERENCES

- Degener, O., and E. Gillaspy. 1955. Canton Island, South Pacific. Atoll Research Bulletin 41, 51 pp.
- Gallagher, B. S., K. M. Shimada, F. I. Gonzalez, Jr., and E. D. Stroup. 1971. Tides and currents in Fanning Atoll lagoon. Pac. Sci. **25**: 191–205.

**WATER COMPOSITION AND BIOGEOCHEMICAL GRADIENTS
IN THE CANTON ATOLL LAGOON***

by
S. V. Smith
and
P. L. Jokiel

*A slightly different version of this paper has also been published in *Marine Science Communications*, v. 1, pp. 75-100 and 165-207, 1975.

ABSTRACT

Budgets of water, salt, nutrients, carbon dioxide, suspended material, and sediments can be used to establish the dynamics of water exchange, biogeochemical reactions, and sedimentation in the Canton Atoll lagoon.

Maximum water residence time in the lagoon is about 95 days. During that time, net evaporation raises the salinity nearly 4 ‰ above oceanic values. Phosphorus utilization in the lagoon is $0.027 \text{ mmole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$; nitrogen utilization is about 8.5 times this rate. Net excess organic carbon production is assumed to be 100 times the rate of phosphorus utilization (that is, about $3 \text{ mmoles m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, or $36 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$). Gross production, as inferred from gas exchange between the air and water, is $6 \text{ g C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. CaCO_3 production is $14 \text{ mmoles m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, or $1.4 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. Most of the CaCO_3 produced in the lagoon remains there, but a substantial portion of the organic carbon produced is lost from the lagoon.

Water motion is the parameter exerting major influence on the metabolism of the lagoon biotic community. Artificial alteration of water movement patterns has changed part of that community. Neither nitrogen nor phosphorus is likely to limit metabolism of the biota. CaCO_3 production in the lagoon has probably been sufficient to fill the lagoon with about 20 m of sediment over the past 8,000 years. It is likely that the present episode of lagoon reef growth has been continuing for that timespan and that the CaCO_3 production rate has decreased substantially over that period.

ACKNOWLEDGMENTS

Our particular thanks to D. Schell, J. Sinai, L. Krau, and K. Klein for sample analyses; D. Kam for computer analyses; E. C. Evans III, K. E. Chave, G. S. Key, and F. R. Fosberg for manuscript review. The work at Canton Atoll could not have been undertaken without the considerable cooperation of the residents of the atoll, and of our colleagues on the expedition.

INTRODUCTION

Coral atolls have long been recognized for their variety, complexity, and fertility in the midst of an oceanic "desert." Most studies of reef systems have primarily considered their composition, with little regard for the dynamic balance of material production, utilization, and removal. Yet the ability of coral reefs to grow and maintain themselves near sea level over millenia is surely their most conspicuous attribute. This growth results from both CaCO_3 production and associated organic carbon metabolism by countless organisms inhabiting the coral reefs.

Calcium carbonate production by coral reefs has been estimated by several investigators over the past century (for a recent review, see Chave *et al.*, 1972). The estimates have been made for individual organisms, for portions of reefs, and for entire reef systems. Some recent studies have departed from the traditional approach of estimating CaCO_3 production from standing crop and turnover rate, and have turned to alkalinity depletion in the water column as a measure of community CaCO_3 production (for a review, see Smith, 1974).

Information about the organic carbon productivity of coral reefs is a more recent development. For the most part, present data are restricted to reef flats. The study by Odum and Odum (1955) at Enewetak Atoll* remains the most comprehensive description of reef-flat productivity. Estimates of organic carbon productivity in reef communities have relied primarily on oxygen changes as a measure of productivity. Kinsey and Domm (1974), Marsh (1974), and Smith (1974) have all reviewed the literature dealing with oxygen-derived estimates of organic carbon metabolism on coral reefs. In addition, Smith discussed the use of carbon dioxide to measure organic carbon metabolism in reef systems.

Other metabolites can also provide information on the organic carbon metabolism of aquatic communities. Studies of oxygen, carbon dioxide, phosphorus, and nitrogen flux across the windward reef flats of Enewetak Atoll demonstrate that there is no simple relationship between oxygen or carbon dioxide flux of coral reef communities and the instantaneous flux of other metabolites through these systems. Pilson and Betzer (1973) found no relationship between instantaneous oxygen metabolic rates and the uptake or release

*This spelling of the atoll also known as "Eniwetok" has been officially sanctioned by the US Board of Geographic Names.

of phosphate. In fact, those authors could detect little or no instantaneous phosphate uptake or release in the Enewetak communities studied. Webb and his associates (1975) found nitrogen flux of the Enewetak reef-flat community to be even more complicated. The reef flat community exported all forms of dissolved nitrogen and apparently balanced this export with massive fixation of atmospheric nitrogen.

The above studies were undertaken in reef-flat environments where the residence time of water is only a few minutes. Such short-term incubations may not provide the most suitable conditions for quantifying and comparing the net biogeochemical fluxes of various materials. Advective flux may be so great that it masks biogeochemical changes. Moreover, short-term departures of biogeochemical fluxes from a mass balance among the materials in the system may obscure relationships among components even though such imbalances cannot be maintained indefinitely. The long-term net import, export, and storage of organic carbon must be proportional to the net flux and storage of nutrients.

In contrast with rapidly flushed reef flats, atoll lagoons retain water for relatively long timespans (von Arx, 1954). Thus lagoons can provide long-term, integrated records of community biogeochemical activity (Smith and Pesret, 1974). It is the purpose of the present study to consider an atoll lagoon in order to ascertain the net biogeochemical activity of a major, but largely unstudied, portion of coral reefs, and to compare the net rates of uptake or release for various biologically active materials within that lagoon. Circulation of water in an entire lagoon is more complex than water flow across a reef flat, so considerable attention is given in this paper to the manner in which the lagoon system has been analyzed. Budgets of material flux through the lagoon provide quantitative bases for comparing the various materials examined. The spatial distribution of biogeochemical fluxes can be compared with oceanographic, biotic, and physiographic patterns in the lagoon.

DESIGN OF SYSTEM ANALYSIS

Experience at Fanning Atoll, an atoll physiographically similar to Canton, but with certain pronounced differences, has been useful in designing the Canton study and in interpreting the results (see Smith and Pesret, 1974). The lagoons of both atolls are nearly landlocked. Fanning lagoon exchanges water with the open ocean through one large pass and two smaller ones, while Canton lagoon water exchanges at a single large pass with channels to either side of a small, artificial islet. As a result, the lagoon circulation at Canton is simpler than that at Fanning. Fanning has tidal flows at each of three passes, with net advection from east to west across the lagoon (Gallagher *et al.*, 1971). Tidal inflow and outflow at the single pass of Canton necessarily balance one another, except for a slight net inflow to offset evaporative loss.

Smith and Pesret (1974) calculated salt and water budgets for the Fanning lagoon to ascertain the relationship between the residence time (T) of water in the lagoon and salinity:

$$T \text{ (days)} = \frac{Z}{r} \left[\frac{S_o - S_l}{S_o} \right] \quad (1)$$

where Z is the mean lagoon water depth; r is the mean daily rainfall rate during and immediately preceding the salinity measurements; and S_o and S_l are the mean ocean and lagoon salinities, respectively. Smith and Pesret concluded that during the survey of Fanning lagoon the lagoon-wide effects of evaporation and groundwater seepage were small and approximately compensating processes in the water budget. These processes could be ignored in interpreting the lagoon-wide water budgets at Fanning, although there was a distinct groundwater effect around the lagoon margin.

Canton is ordinarily a dry island (Taylor, 1973). Consequently, details of the Canton water-budget model differ from those of Fanning. The evaporation rate (e) can no longer be ignored, but groundwater apparently can be. There is substantial groundwater at Canton (Guinther, this report), but there is no evidence of significant seepage from the groundwater into the lagoon (samples gathered by E. C. Evans III and E. B. Guinther). In fact, evaporation is a dominant term in the water budget at Canton, as evidenced by the elevated lagoon salinity first reported by van Zwaluwenburg (1941). The appropriate equation to describe lagoon-water residence time in this high-evaporation regime becomes:

$$T \text{ (days)} = \frac{Z}{(r-e)} \left[\frac{S_o - S_l}{S_o} \right] \quad (2)$$

Note that this general approach to calculating residence time is appropriate only if there is a salinity differential between the ocean and the lagoon. Without such a differential, the equation becomes indeterminate, because the denominator and numerator of the equations are then zero.

In the absence of a groundwater-induced low salinity rim around the lagoon margin, Eq. 2 also describes the relationship between local variations in salinity and the age of water at that locality (if one assumes constant water depth, rainfall, and evaporation throughout the lagoon). In that treatment of Eq. 2, S_l is the salinity at that locality, and T is a local estimate of residence time.

This salinity-residence time equation may be extended to calculate biogeochemical flux of materials within the lagoon. That is, for any constituent of

seawater, there is a concentration change which may be called conservative and directly attributed to net evaporation or dilution (that is a “conservative change”); and there may be a residual (“nonconservative”) change which results from biogeochemical uptake or release within the lagoon. For any material Y , the biogeochemical change with respect to salinity ($\Delta Y/\Delta S$) may be stated:

$$\frac{\Delta Y}{\Delta S} \text{ (mole m}^{-3} \text{ o/oo}^{-1}) = \left[\left(\frac{Y_o}{S_o} \right) S_l - Y_l \right] / (S_l - S_o) \quad (3)$$

The subscripts o and l denote ocean and lagoon values, respectively. Both Y_o and Y_l are calculated according to regression equations relating Y to S . A positive value for $\Delta Y/\Delta S$ denotes net uptake from the water; negative is release. It follows from Eq. 2 and 3 that the change in Y with respect to the residence time of the water may also be calculated:

$$\frac{\Delta Y}{T} \text{ (mole m}^{-3} \text{ day}^{-1}) = \frac{(r-e) S_o}{Z(S_l - S_o)} \left[\left(\frac{Y_o}{S_o} \right) S_l - Y_l \right] \quad (4)$$

Multiplying Eq. 4 by the mean water depth expresses the rate of change in Y per unit map area:

$$\frac{\Delta Y}{T} \text{ (mole m}^{-2} \text{ day}^{-1}) = \frac{(r-e) S_o}{S_l - S_o} \left[\left(\frac{Y_o}{S_o} \right) S_l - Y_l \right] \quad (5)$$

Equation 5 and the appropriate regression equation for Y will be used to calculate the rate of change for each of several materials in the lagoon in response to biogeochemical processes for the Canton lagoon.

This record of $\Delta Y/T$ provides an estimate of the net rate of biogeochemical change in Y as integrated from the pass to the S_l value in question. Equation 5 could be differentiated to yield an estimate of the biogeochemical rate $\Delta Y/T$ at any location (or salinity). Because the simple polynomial equations impose obviously simplified patterns of change on the data (for example, a constant rate of change in uptake or release if the regression equation used is quadratic), that detailed information has not been extracted. The solution of Eq. 5 along with each appropriate regression equation for the Y_o 's at progressively higher salinities provides an estimate of the cumulative history of water incubation between the pass and each salinity (or location) in question.

ANALYTICAL METHODS

Water sampling locations during November–December 1973 are shown in Fig. 7, and the parameters measured are listed in Table 1. In addition to the 1973 measurements, data are available from a preliminary survey conducted by Jokiel during June 1972. The 1972 data will be presented only in comparison with the more extensive 1973 data. Not all of the parameters are

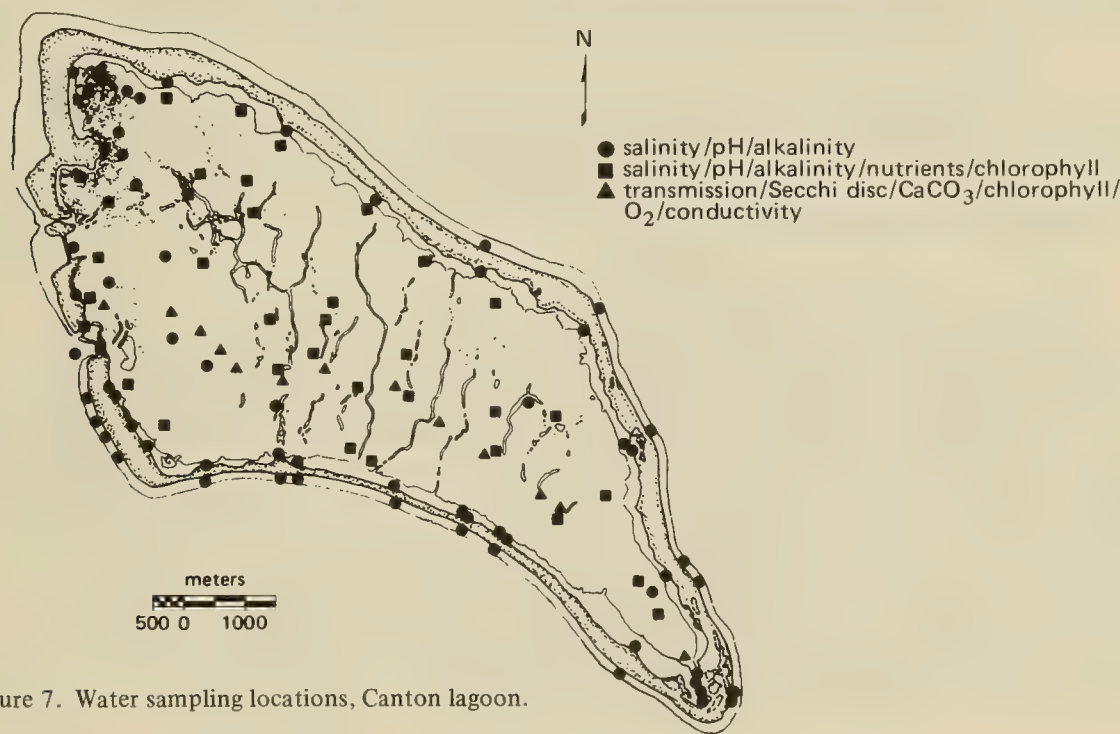


Figure 7. Water sampling locations, Canton lagoon.

Table 1. Water and sediment parameters measured in the Canton lagoon during the 1972 and 1973 surveys.

Parameter	1972	1973
Temperature	X	X
Salinity		X
Nutrients		X
pH		X
Alkalinity		X
O ₂	X	X
Conductivity	X	X
Suspended CaCO ₃		X
Suspended phytopigments		X
Secchi disc	X	X
% light transmission		X
Sediment organic carbon		X
Sediment mineralogy		X
Sediment grain size		X

considered in detail. For example, O_2 measurements made with field polarographic cells yielded values consistently in near equilibrium with the atmosphere. These data warrant no further discussion. The lagoon was nearly isothermal, except for the marked phenomenon of marginal heating in the shallow waters around the lagoon rim. It is of interest to note that in 1972 the lagoon temperature was uniformly about 29°C , and during the 1973 survey the temperature was 27°C . Both values are within the range reported for monthly water temperatures at Canton (U. S. Coast and Geodetic Survey Publication 31-3, revised). Field values of water conductivity are of little value to this study except to confirm the lack of vertical salinity stratification in the lagoon.

Water samples were collected from a small skiff or by wading from shore. Midwater samples were pumped to the surface with a small bilge pump and garden hose. Midwater sampling was abandoned after the first two days because no parameter showed significant vertical variation.

Surface samples were collected directly either into 250-ml polyethylene bottles for salinity, pH, and alkalinity measurements or into a glass flask for on-site filtration of the water through glass fiber filters. The filters were then put into opaque vials containing 90% acetone and retained for phytopigment analyses; filtered water was poured into 250-ml bottles for nutrient analyses. Samples for salinity, pH, and alkalinity were maintained near collection temperature until they could be returned to the laboratory and analyzed. The average time between sample collection and analysis was about 6 hours. Nutrient samples and the vials containing filters for phytopigment analyses were packed in ice until they could be frozen within about 4 hours of collection. These frozen samples were returned to Hawaii for analysis.

At 13 stations, simultaneous measurements were made of Secchi disc readings and percent light transmission, and samples were taken for phytopigments and suspended CaCO_3 . Secchi disc readings followed conventional field measurement procedures. Percent light transmission was measured with a Hydro-Products model 612 transmissometer equipped with a 1-m measurement cell. Samples for phytopigment analyses were collected as described above; samples for CaCO_3 analyses were filtered onto 0.8μ pore-size Millipore filters, rinsed with deionized water, and then air-dried.

The laboratory used for salinity analyses was an air-conditioned room maintained near 25°C . A Plessey model 6230N laboratory conductivity salinometer was used for the analyses; it was standardized against a Copenhagen Water primary standard and working substandards. The laboratory used for pH and alkalinity measurements was not air-conditioned but was used because of its ample sink and working space. The room remained near 30°C

during most of the measurement periods. A Corning model 101 pH meter and a combination electrode were used for all pH and alkalinity measurements. The analytical procedure closely followed that given by Smith and Pesret (1974). A computer program for calculating CO_2 parameters from pH, alkalinity, salinity, and temperature has been developed by Smith and is on file with the Hawaii Coastal Zone Data Bank (University of Hawaii).

Nutrient samples were returned to Hawaii and analyzed with a Technicon autoanalyzer. Soluble reactive PO_4 , NO_3 , and Si were measured according to slight modifications of the automated nutrient analysis techniques described by Strickland and Parsons (1968), and NH_3 analyses were modified from the technique described by Head (1971). A Beckman model DBG spectrophotometer was used for phytopigment analyses, after the technique described by Strickland and Parsons (1968). Suspended CaCO_3 analyses were performed by dissolving the CaCO_3 on the filters in 3N HCl and then measuring Ca and Mg with a Perkin Elmer atomic absorption spectrophotometer.

Sediment organic carbon percentages were determined by weighing a sediment aliquot and then using an F & M model 185 CHN analyzer to measure the amount of CO_2 released at an oxidation temperature of 700°C , according to a slight modification of the technique described by Telek and Marshall (1974).

RESULTS

Salt and Water Budgets

Equation 2 is used to construct the salt and water budgets of the lagoon.

The mean lagoon depth was determined by gridding the Hydrographic Office Chart of the Canton Island Lagoon (No. 83105) into approximately 2,200 squares and estimating the mean depth at each grid intersection. The mean lagoon depth was found to be 6.2 m.

Rainfall records have been maintained at one or both of two weather stations at Canton Atoll since 1940, except for three interruptions (1941–1942, 1945, 1967–1971). Taylor (1973) reports the available data from these two stations through 1972 (except for the period from December 1971 through May 1972; records from that period, plus the period from January 1973 through October 1974, were obtained from U. S. Air Force records). Table 2 summarizes relevant aspects of the rainfall data.

Of particular interest to the present investigation is the period from April 1973 through March 1974. The rainfall averaged about 0.6 mm/day during that period, with only the month of August differing significantly from that average. This average is less than one-third the long-term mean daily rainfall. By contrast, the average rainfall from April 1972 through March 1973 was about 8 mm/day, or four times the long-term mean. Thus over the course of 2 years, Canton experienced the wettest and one of the driest periods in its recorded history.

Evaporation-rate data comparable to these extensive rainfall records are not available, but it is possible to estimate evaporation during and immediately preceding this survey.

Evaporation was measured in plastic containers filled with seawater, then shaded from the sun but exposed to the wind. Measurements were made both in 12-cm-deep pans monitored hourly for periods of up to 9 hours and in a 50-cm-deep container monitored twice daily for 9 days. The parameters measured were initial water depth in the container and salinity at each time increment. Evaporation can be determined more precisely from a change in salinity than from direct depth measurements. Evaporation-pan procedures are generally open to question, largely because of differences between water temperatures in the evaporation pan and the temperature of the water body of interest

Table 2. Canton Atoll rainfall.

Month	1937-1974 mean		1971		1972		1973		1974	
	mm	mm/day	mm	mm/day	mm	mm/day	mm	mm/day	mm	mm/day
January	88.9	(2.9)	—	—	17.8	(0.6)	526.3	(17.0)	0.0	(0.0)
February	45.8	(1.6)	—	—	13.5	(0.5)	286.8	(10.2)	2.3	(0.1)
March	58.5	(1.9)	—	—	16.3	(0.5)	235.2	(7.6)	16.8	(0.5)
April	90.1	(3.0)	—	—	154.2	(5.1)	34.0	(1.1)	69.3	(2.3)
May	76.1	(2.5)	—	—	84.8	(2.7)	33.5	(1.1)	53.6	(1.7)
June	60.4	(2.0)	—	—	21.9	(0.7)	8.6	(0.3)	58.7	(1.9)
July	61.2	(2.0)	—	—	199.6	(6.4)	22.9	(0.7)	100.8	(3.3)
August	56.7	(1.8)	—	—	78.2	(2.5)	82.8	(2.7)	27.9	(0.9)
September	33.0	(1.1)	—	—	134.4	(4.5)	20.1	(0.7)	19.8	(0.7)
October	35.2	(1.1)	—	—	428.5	(13.8)	5.1	(0.2)	5.3	(0.2)
November	51.7	(1.7)	—	—	312.9	(10.4)	0.3	(0.0)	—	—
December	69.3	(2.2)	1.5	(0.1)	427.2	(13.8)	5.1	(0.2)	—	—
Total	726.9	(2.0)	—	—	1889.3	(5.2)	1260.6	(3.5)	—	—

NOTE:

wettest 12-month period:	April 1972–March 1973	mm	mm/day
one of driest 12-month periods:	April 1973–March 1974	2890.0	(7.9)
driest 12-month period:	January 1954–December 1954	231.5	(0.6)
		196.1	(0.5)

(in this case, the lagoon). However, the difference between the pan and lagoon water temperatures never exceeded 1°C, except for elevated temperatures found locally on the shallow intertidal flats fringing the lagoon. Three experiments in the shallow pans and one in the deep container all yielded evaporation rates between 8 and 9 mm/day.

Jacobs (1942) gives a formula for calculating evaporation rate (e) from wind velocity (w) at some height, water vapor pressure at that height (p_h), and the vapor pressure at the sea surface (p_o):

$$e \text{ (mm/day)} = 0.14 (p_o - p_h) w \quad (6)$$

The mean wind velocity during the survey, as averaged from U. S. Air Force records, was 6 m/s; mean air temperature and water temperature were both 27°C; mean relative humidity, as calculated from temperature and dew point, was 72%. From Sverdrup *et al.* (1942), the vapor pressure at that temperature and humidity can be calculated to be 25 mbar. At 100% humidity (the assumed sea-surface value) the vapor pressure is about 35 mbar. The calculated evaporation rate is 8 mm/day, the same as the measured values. This lagoon evaporation rate is about twice the long-term mean value reported by Wyrski (1966) for the open ocean in the vicinity of Canton.

Figure 8 is a map of salinity distribution in the lagoon in December 1973. There was no vertical stratification, so available surface and midwater data have

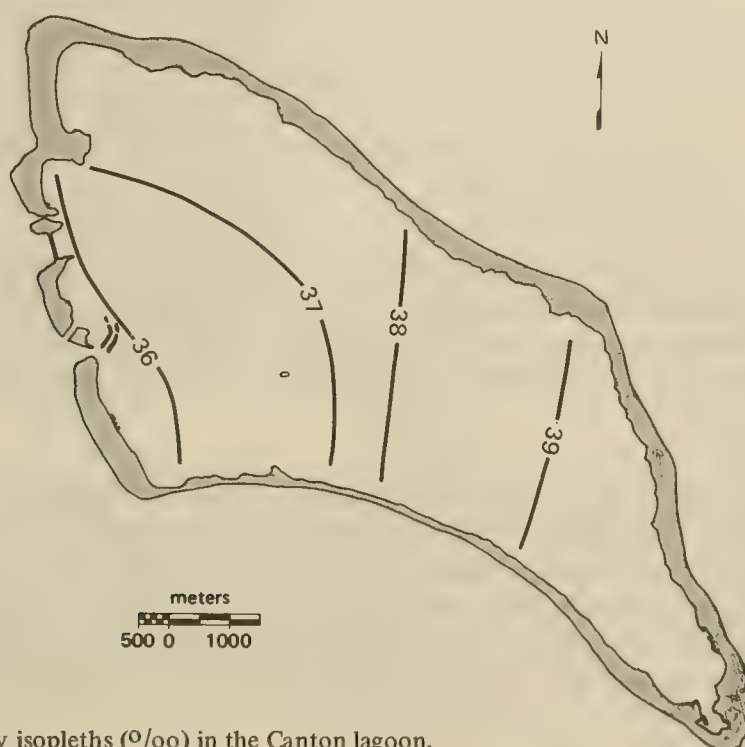


Figure 8. Salinity isopleths (‰) in the Canton lagoon.

been combined into this single map. Figure 9 shows salinity as a function of distance from the lagoon pass. At the time of the survey, salinity increased with distance from the pass from an oceanic value of 35.7 ‰ to a back-lagoon value of about 39.5 ‰. The trend is well approximated (coefficient of determination = 96%) by the following empirical quadratic regression equation:

$$S_l (\text{‰}) = 35.53 + 0.563X - 0.0202X^2 \quad (7)$$

S_l is the calculated salinity at any location X km from the pass. Planimetry of the salinity map (Fig. 9) yields a mean lagoon salinity of about 37.7 ‰.

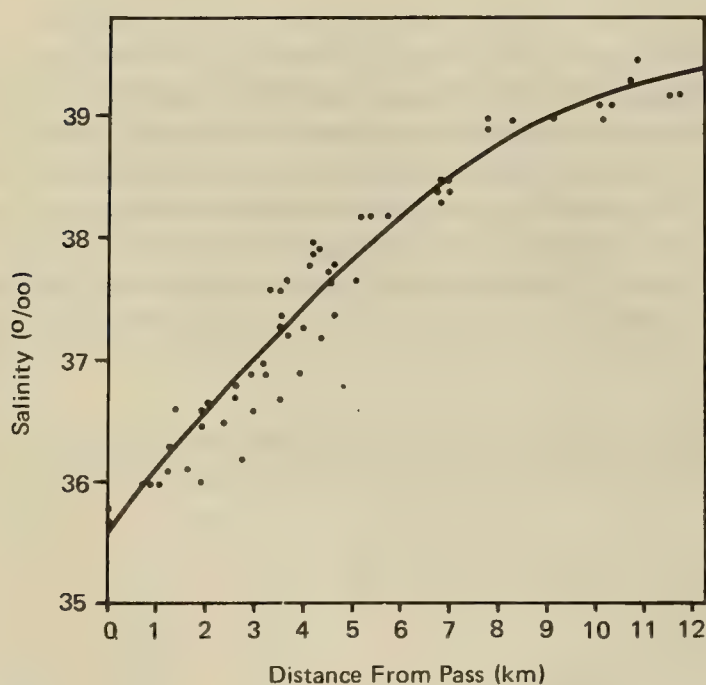


Figure 9. Salinity versus distance from pass, including quadratic regression line.

The various values established above may be substituted into Eq. 2 in order to calculate the residence time of lagoon water. The estimated mean residence time is about 50 days; maximum residence time is about 95 days, and there is about a 25-day residence time for each 1 ‰ salinity increase over the oceanic value of 35.7 ‰.

The above values are locally inapplicable on the intertidal flats along the lagoon rim. There, the salinity may increase by as much as 1 ‰ over a single tide cycle because the water is temporarily held on these flats and heated during daytime falling tides. On subsequent rising tides, this water is flushed off the flats and mixed with the bulk of the lagoon water. The area of these intertidal flats is sufficiently small so that this local effect has been ignored in constructing lagoon-wide budgets.

Salinity data gathered by Jokiel during a trip to Canton in June 1972 and samples shipped to Hawaii by members of the U. S. Air Force after the 1973 survey establish temporal variations in the patterns described above. The 19 samples gathered by Jokiel have been matched with samples collected from approximately the same locations during the present survey. Data are reported as “salinity excess” above oceanic values, because Jokiel’s salinity probe was not adequately calibrated to establish absolute salinities. Figure 10 shows that the 1972 salinity excesses were generally somewhat lower than the 1973 values (which are also expressed here as salinity excesses). This pattern is to be expected, because rainfall during early 1972 was somewhat higher than rainfall during late 1973 (Table 2). Samples collected from the northern corner of the lagoon and shipped to Hawaii from November 1973 until October 1974 also showed a consistent pattern (Table 3). Salinity remained relatively constant

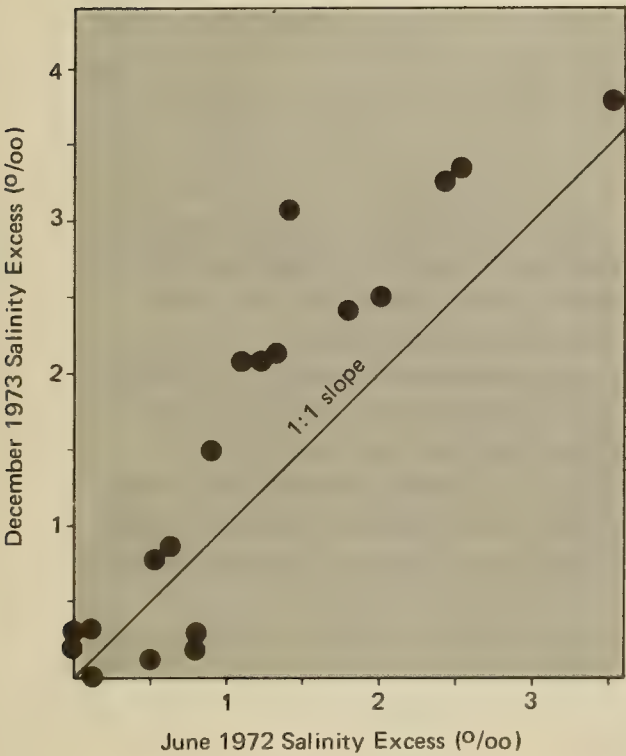


Figure 10. June 1972 versus December 1973 “salinity excess” above oceanic values.

Table 3. Salinity and rainfall, northern portion of the Canton lagoon.

Month	Salinity (‰)	Monthly rain (mm)
November 1973	37.8	0
December	37.8	5
January 1974	37.9	0
February	37.5	2
March	38.1	17
April	37.7	69
May	37.0	54
June	36.4	59
July	36.5	101
August	36.5	28
September	37.0	20
October	37.5	5

from November until April 1974 and then decreased by about 1 ‰. Rainfall from April through July was markedly higher than rainfall over the previous months, so the salinity decrease is to be expected. From August through October, rainfall dropped and salinity rose.

This salinity differential between the ocean and lagoon is obviously maintained by a combination of evaporative water loss, replacement by a net inflow of ocean water, and dispersion of this ocean water through the lagoon. The volume of water entering the lagoon on each rising tide averages about 11% of the total lagoon volume (0.7 m average tidal range divided by 6.2 m average lagoon depth), so apparently only a small fraction of each tidal prism actually remains in the lagoon. Because the exchange of water between the ocean and lagoon is restricted to a single pass, a one-dimensional eddy diffusion model may be assumed to describe salt dispersion through the lagoon (A. Okubo, personal communication):

$$\left(\frac{\partial S}{\partial t}\right)_x \text{ (‰ day}^{-1}\text{)} = \frac{D\partial^2 S}{\partial X^2} + \alpha S_l \quad (8)$$

The local change in salinity with respect to time, $\left(\frac{\partial S}{\partial t}\right)_x$, equals the eddy diffusion coefficient (D) times the second derivative of salinity with respect to distance from the pass (X) plus the net evaporation rate coefficient (α) times the local salinity (S_l). It can be assumed (and this assumption is generally supported by the data in Tables 2 and 3) that there was a steady-state distribution of salinity before and at the time of the 1973 survey (that is, $\left(\frac{\partial S}{\partial t}\right)_x = 0$). Equation 8 can therefore be rearranged and solved for D at the mean lagoon salinity ($S_l = 37.7$ ‰). The evaporation rate constant equals the daily net evaporation rate (0.007 m/day) divided by the mean lagoon depth (6.2 m), or 0.00113 day^{-1} . The second derivative of salinity with respect to distance from the pass can be calculated from Eq. 7:

$$\frac{\partial^2 S}{\partial X^2} = 0.0404 \text{ ‰ km}^{-2}$$

Substituting these values into Eq. 8 yields $D = 1.054 \text{ km}^2/\text{day}$, or $1.2 \times 10^5 \text{ cm}^2/\text{s}$. This value corresponds closely to the value of $1.0 \times 10^5 \text{ cm}^2/\text{s}$ calculated from Okubo's (1971) equation relating D to eddy size (using 12 km, the distance from the pass to the back lagoon at Canton, as the appropriate eddy size). It therefore seems probable that the net dispersion of materials through the lagoon at Canton can be accounted for in terms of eddy diffusion.

Nutrient Budgets

Figure 11 is a map of phosphate distribution throughout the lagoon, and Fig. 12 is a plot of that nutrient against salinity. The PO_4 values decreased from a mean of about 0.6 mmole/m^3 near the pass to about 0.1 mmole/m^3 in the back lagoon.* This decrease is empirically well-described (coefficient of determination = 89%) by the following quadratic regression equation:

$$\text{PO}_4 \text{ (mmole/m}^3\text{)} = 82.567 - 4.289S + 0.0448S^2 \tag{9}$$

Figure 11. Phosphate isopleths (mmole/m³) in the Canton lagoon.

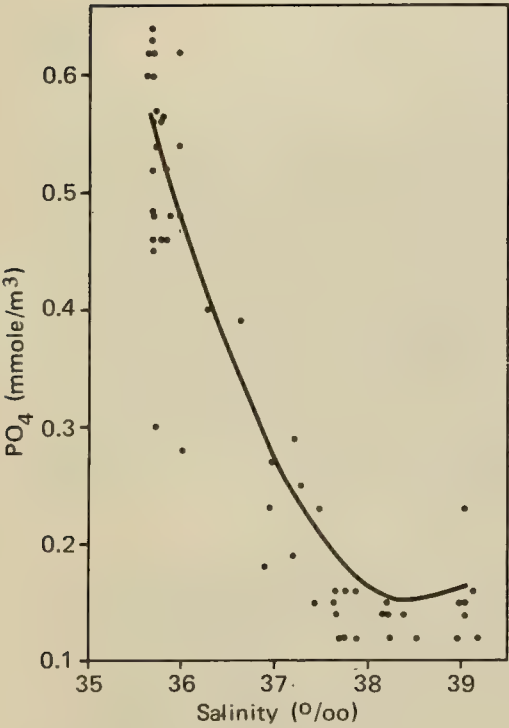
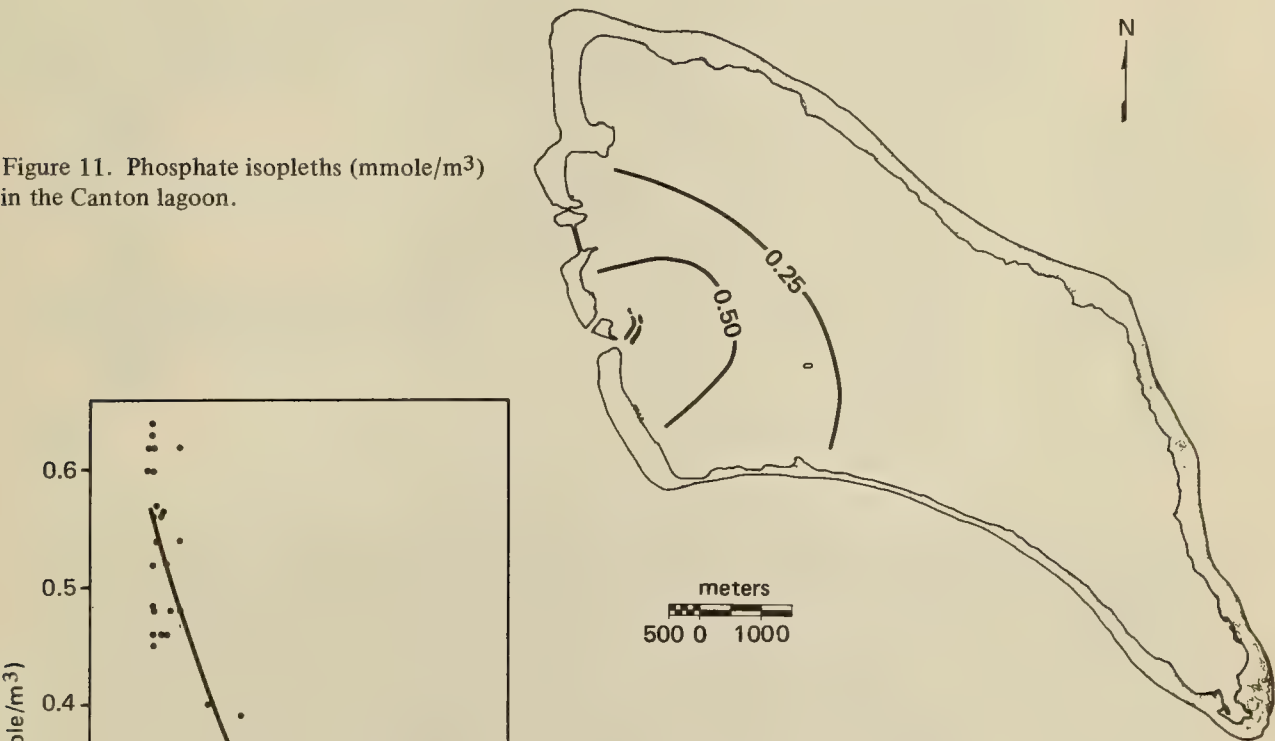


Figure 12. Phosphate versus salinity, including quadratic regression line.

*For convenience, all notation of nutrient concentrations is given here in terms of mmole/m³, instead of the more conventional—but equivalent—notation of $\mu\text{g-atom/liter}$.

Table 4 presents the rates of biogeochemical phosphorus flux as calculated from Eq. 5 and 9. The table presents the data for phosphorus change during the first 0.1 ‰ salinity increase, as indicative of rates near the pass. The changes are then reported for each unit salinity increase above oceanic (up to 38.7 ‰) and finally at 39.5 ‰ (nominally the maximum lagoon salinity). There was net phosphorus uptake throughout the lagoon, and the uptake rate decreased with increasing salinity. Near the pass, the uptake rate was $0.074 \text{ mmole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$; in the back lagoon the uptake rate was $0.027 \text{ mmole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$.

Table 4. Phosphorus utilization in the Canton lagoon, as calculated from Eq. 5 and 9.

Salinity (‰)	Residence time, T (days)	Total dissolved phosphorus		Phosphorus utilization, $\frac{\Delta P}{T}$ (mmole m ⁻² day ⁻¹)
		$\left(\frac{P_o}{S_o}\right) S_l$ (mmole/m ³)	P_l	
35.7	0	0.57	0.57	—
35.8	2.5	0.57	0.54	0.074
36.7	25	0.58	0.32	0.065
37.7	50	0.60	0.18	0.052
38.7	75	0.61	0.15	0.038
39.5	95	0.63	0.21	0.027

It can be assumed that all of this phosphorus uptake went into the production of organic materials. The only other likely phosphorus sink would be inorganic phosphate minerals, but there is no evidence that they are a significant component of reef sediments. Phosphorus taken into the sediments in organic carbon compounds is obviously subject to recycling back into the water as these compounds are oxidized. Such recycling is not of direct concern here, because the budget represents net utilization. One further complication in the phosphorus budget is the possibility of a significant phosphorus source other than dissolved reactive PO_4 input at the lagoon pass. For example, PO_4 derived from phosphatic rocks might seep into the lagoon; the PO_4 versus salinity diagram (Fig. 12) does not suggest such additional complexity.

Two forms of dissolved nitrogen were measured in the lagoon waters: NO_3 and NH_3 . Nitrite was not measured, because the level of NO_2 in surface seawater is ordinarily very low. Maps of these parameters are presented as Fig. 13 and 14, and plots of these materials versus salinity are presented as Fig. 15 and 16. The NO_3 distribution (Fig. 13 and 15) was similar to the PO_4 pattern; values decreased from levels of about $2.5 \text{ mmole NO}_3/\text{m}^3$ near the pass to near 0 in the back lagoon. The NH_3 pattern was more complex. Values were about $1.5 \text{ mmole NH}_3/\text{m}^3$ near the pass, followed by an abrupt decrease to about $0.4 \text{ mmole}/\text{m}^3$ throughout much of the lagoon. However, there were



Figure 13. Nitrate isopleths (mmole/m³) in the Canton lagoon.



Figure 14. Ammonia isopleths (mmole/m³) in the Canton lagoon.

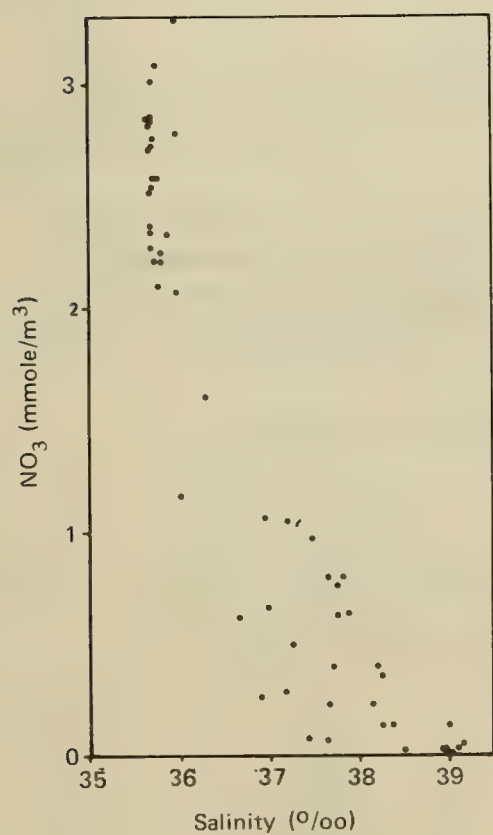


Figure 15. Nitrate versus salinity.

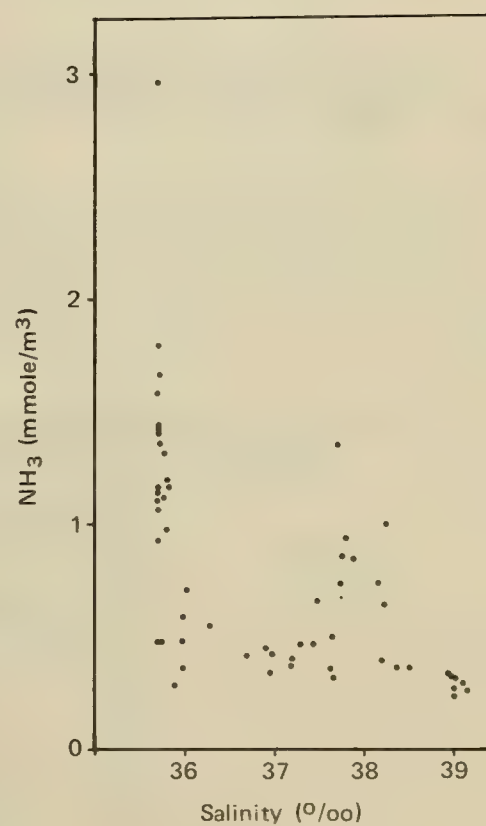


Figure 16. Ammonia versus salinity.

high values (near 1 mmole/m³) along the northeastern margin of the lagoon. These high NH₃ values can be seen at intermediate salinities on Fig. 16. Figure 17 is a plot of total inorganic nitrogen versus salinity; the regression equation for this relationship is used to establish the dissolved inorganic nitrogen budget for the lagoon. Again, a quadratic equation describes the data well (coefficient of determination = 84%):

$$N \text{ (mmole/m}^3\text{)} = 535.14 - 27.612S + 0.3564S^2$$

(10)

The biogeochemical flux of N as calculated from Eq. 5 and 10 is summarized in Table 5. Nitrogen uptake also decreased with increasing distance from the pass. Near the pass, the uptake rate was 0.55 mmole m⁻² day⁻¹; the rate decreased to 0.23 mmole m⁻² day⁻¹ in the back lagoon.

Figure 17. Total inorganic nitrogen versus salinity, including quadratic regression line.

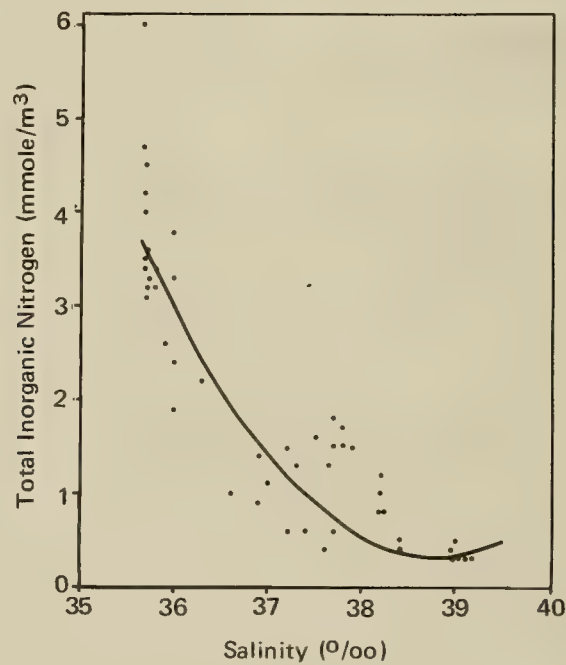


Table 5. Total dissolved inorganic nitrogen utilization in the Canton lagoon, as calculated from Eq. 5 and 10.

Salinity (‰)	Residence Time, T (days)	Total dissolved nitrogen		Nitrogen utilization	
		$\left(\frac{N_o}{S_o}\right) S_l$ (mmole/m ³)	N_l	$\frac{\Delta N}{T}$ (mmole m ⁻² day ⁻¹)	$\frac{\Delta N}{\Delta P}$
35.7	0	3.62	3.62	—	—
35.8	2.5	3.63	3.41	0.55	7.4
36.7	25	3.72	1.81	0.47	7.2
37.7	50	3.82	0.72	0.38	7.3
38.7	75	3.92	0.33	0.30	7.9
39.5	95	4.01	0.54	0.23	8.5

Unlike the phosphorus budget, the nitrogen budget must be regarded as incomplete. There may be at least two additional sources of nitrogen in the lagoon. An input of NH_3 other than that at the lagoon pass is suggested by Fig. 14. The high NH_3 values at intermediate salinities along the northeastern margin of the lagoon probably represent either such additional input or NH_3 regeneration along that portion of the lagoon. Wind may blow NH_3 -laden air from bird colonies along the northeastern portion of the island across the water where it can be rapidly dissolved. This mechanism may have been enhanced during the survey by heavy truck traffic; the ammonia may adsorb onto the resultant dust which falls out along the northeastern portion of the island. Some groundwater input of NH_3 from this same island source is also possible, although salinity values do not indicate groundwater influx into the lagoon. Because NH_3 is highly labile, the sampling and storage procedures may have also introduced the high values as a sampling artifact. Nevertheless, the coherent distribution pattern argues against the likelihood of such an artifact.

Webb *et al.* (1975) have demonstrated that blue-green algae on shallow reef flats can fix large amounts of atmospheric nitrogen. Such a mechanism could supply a significant fraction of the total nitrogen utilized by the Canton lagoon community. Drouet (in Degener and Degener, 1959) lists several genera of blue-green algae which are found at Canton and which are known to fix nitrogen.

Because of these possible additional nitrogen sources, the nitrogen utilization rate calculated here and the ratio of N:P uptake (Table 5) are probably lower limits.

Figure 18 is a plot of salinity versus silicon in the lagoon. Unlike nitrogen and phosphorous, silicon shows no functional relationship with salinity. This lack of correlation is actually encouragement for the general interpretation of biogeochemical flux as presented here. Canton, or indeed any coral atoll, has a

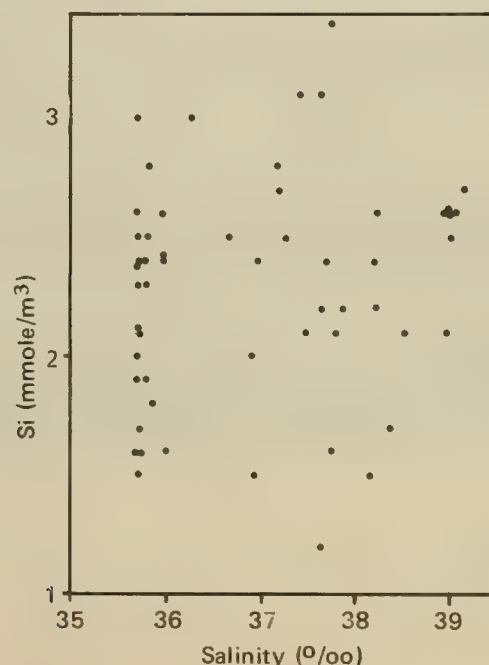


Figure 18. Silica versus salinity.

biotic community overwhelmingly dominated by calcification rather than silicification as the major form of net skeletogenesis; hence, any calculation suggesting significant net silicon uptake in a reef environment would be viewed with some surprise.

Carbon Dioxide Budget

Of the various budgets presented here, the carbon dioxide budget is perhaps the most complex. In addition to evaporative change in the CO_2 content of the seawater, there is also change due to organic carbon production or consumption, CaCO_3 precipitation or solution, and gas exchange across the air-sea interface.

Figures 19 and 20 are maps of two CO_2 parameters: total CO_2 and total alkalinity. Figures 21 and 22 are plots of these CO_2 parameters versus salinity.

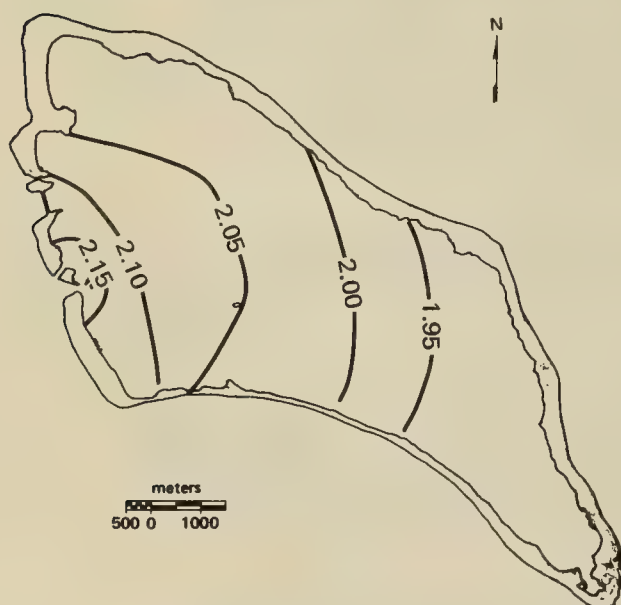


Figure 19. Total CO_2 isopleths (mole/m^3) in the Canton lagoon.



Figure 20. Total alkalinity isopleths (equiv/m^3) in the Canton lagoon.

Total CO_2 decreased regularly from about 2.2 moles/m^3 near the pass to about 1.9 moles/m^3 in the back lagoon. The decrease with respect to salinity is well-approximated (coefficient of determination = 80%) by a linear regression equation:

$$\text{CO}_2 (\text{mole/m}^3) = 4.156 - 0.0568S \quad (11)$$

Higher-order regression equations do not improve this fit significantly.

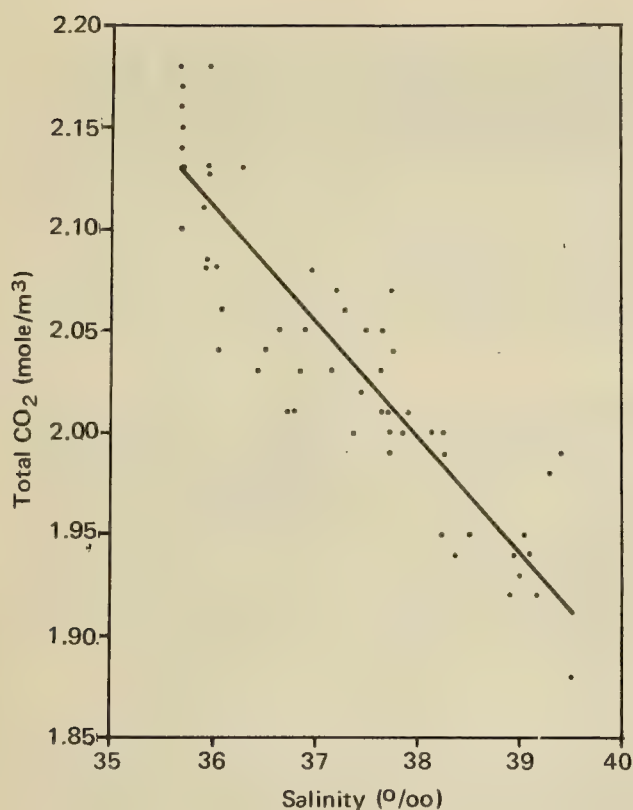


Figure 21. Total CO_2 versus salinity, including linear regression line.

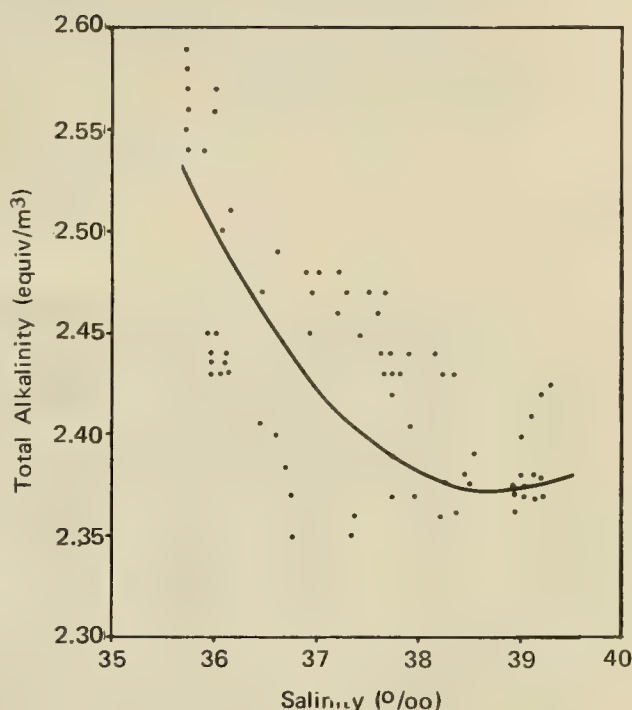


Figure 22. Total alkalinity versus salinity, including quadratic regression line.

Total alkalinity decreased from about 2.55 equiv/m^3 near the pass to about 2.4 equiv/m^3 near the back of the line reef zone. The quadratic regression equation for total alkalinity (TA) versus salinity has a coefficient of determination of 69%:

$$TA (\text{equiv/m}^3) = 27.157 - 1.279S + 0.0165S^2 \quad (12)$$

This descriptive equation is less satisfactory than the nutrient equations presented above, but higher-order polynomials do not improve the fit significantly. The description is least satisfactory near the lagoon pass, where the equation apparently underestimates alkalinity somewhat. The alkalinity decrease indicates that net precipitation of CaCO_3 was occurring in the lagoon.

One further CO_2 -related parameter considered here but not mapped is CO_2 partial pressure (P_{CO_2}). The P_{CO_2} of water entering the lagoon averaged about $330 \mu\text{atm}$, and the mean of the lagoon samples was about $290 \mu\text{atm}$. The incoming water was very near the predicted atmospheric equilibrium value for 1973 (about $326 \mu\text{atm}$, according to Ek Dahl and Keeling, 1973). The mean value for incoming water is in substantial agreement with Keeling's (1968) world map of surface-water P_{CO_2} value in the vicinity of Canton.

Table 6 summarizes the CO₂ budget for the lagoon. Only two of the terms in the budget can be determined directly: the total CO₂ change and that change due to CaCO₃ reactions. The remaining terms (organic carbon flux and gas exchange) must be determined by inference from the nutrient budgets and appropriate “bookkeeping.”

Table 6. CO₂ utilization in the Canton lagoon.

Salinity (‰)	Residence time, τ (days)	Total CO ₂		Total alkalinity		CO ₂ flux, $\frac{\Delta CO_2}{\tau}$			
		$\left(\frac{Y_o}{S_o}\right)S_l$	Y_l	$\left(\frac{Y_o}{S_o}\right)S_l$	Y_l	Total	CaCO ₃ prod	Organic C flux*	Gas exchange**
		(mole/m ³)		(equiv/m ³)		(mmole m ⁻² day ⁻¹)			
35.7	0	2.128	2.128	2.526	2.526	—	—	—	—
35.8	2.5	2.134	2.123	2.533	2.516	29	21	7	1
36.7	25	2.188	2.071	2.597	2.441	29	19	7	3
37.7	50	2.247	2.015	2.667	2.390	29	17	5	7
38.7	75	2.307	1.958	2.738	2.372	29	15	4	10
39.5	95	2.355	1.912	2.795	2.381	29	14	3	12

*The net excess organic carbon production term is 100 times the phosphorus utilization. A positive value for flux indicates net production.

**A positive value for exchange indicates net evasion.

The total CO₂ change averaged 29 mmol m⁻² day⁻¹ depletion throughout the lagoon, as can be calculated from Eq. 5 and 11. Such a constant depletion rate throughout the lagoon is obviously an oversimplified view of a more complex pattern, but the high (80%) coefficient of determination on Eq. 11 suggests that the simplification does not introduce serious errors. The molar CO₂ change due to the precipitation or solution of CaCO₃ equals half the equivalents of alkalinity change (Smith and Key, 1975). Hence, the CO₂ change due to CaCO₃ precipitation in the lagoon can be calculated using this relationship along with Eq. 5 and 12. The calculated CO₂ utilization from calcification decreased from 21 mmol m⁻² day⁻¹ near the pass to 14 mmol m⁻² day⁻¹ in the back lagoon. Inspection of the regression equation in Fig. 22 suggests that this calcification relationship is a satisfactory description of the high-salinity (integrated record) samples, but that the equation underestimates calcification near the pass.

Organic carbon reactions utilizing or liberating CO₂ cannot be directly calculated from the CO₂ data, but they may be inferred from the nutrient data. Redfield *et al.* (1963) give the ratio of carbon to nitrogen to phosphorus utilization or release by marine organisms to be about 106:16:1. If organic carbon flux at Canton is to be inferred from one of the nutrient budgets,

phosphorus is the appropriate nutrient to consider; the nitrogen budget may be too incomplete to be used. Let us assume that CO_2 utilization in the formation of organic carbon compounds is 100 times the phosphorus utilization (that is, about the Redfield ratio). As summarized in Table 6, organic carbon production estimates range from $7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ near the pass to $3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ in the back lagoon. These values represent community net excess production, because such integrated records do not separate out either daytime net production or nighttime respiration.

Unless the lagoon water is greatly enriched with phosphorus, this 100-fold conversion factor is likely to be within a factor or two of the correct value. According to Fuhs (1969), phosphorus deficiency is unlikely to occur in any medium with measurable phosphorus. If the lagoon community stores excess phosphorus, the calculation may overestimate the rate of organic carbon production. The values, however, are remarkably low, making it unlikely that the calculation overestimates net production.

The rate of CO_2 exchange across the air-sea interface may be calculated as the difference between the total CO_2 flux and the sum of calcification plus organic carbon flux. It can be seen from Table 6 that there is apparently net gas evasion (escape) from the water into the atmosphere. This evasion ranges from near 0 at the pass to about $12 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ in the back lagoon. This net evasion provides a method for evaluating the magnitude of gross organic carbon production in the lagoon.

Up to this point, the CO_2 budget has been treated in terms of day-to-day net changes, without direct regard for diurnal CO_2 variations from daytime net production and nighttime net respiration. Yet there is undoubtedly a diurnal variation in total CO_2 and P_{CO_2} , in response to the diurnal metabolic cycles (Schmalz and Swanson, 1969; Smith 1973; Smith and Pesret, 1974). Although the daytime P_{CO_2} averages $290 \mu\text{atm}$, the gas exchange term of the budget indicates that the 24-hour mean P_{CO_2} must be something above $326 \mu\text{atm}$ in order to effect net evasion. Smith and Pesret (1974) summarized available data and suggested that the most appropriate CO_2 gas exchange rate coefficient for seawater is about $0.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ for each μatm difference between the air and water. To account for mean evasion rate of $12 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, the above coefficient demands that the 24-hour mean P_{CO_2} be approximately $20 \mu\text{atm}$ above the equilibrium value, or about $345 \mu\text{atm}$. A nighttime mean P_{CO_2} of about $400 \mu\text{atm}$, averaged with the daytime mean of $290 \mu\text{atm}$ yields the appropriate 24-hour average. It can be calculated that this day-to-night P_{CO_2} difference is equivalent to about 0.08 mmol/m^3 total CO_2 difference, or about 0.5 mole/m^2 through a 6.2-m water column. This relatively small diurnal range is comparable to the range observed by Smith and Pesret (1974) during a 24-hour sampling period in the lagoon at Fanning.

This mean day-to-night difference is the difference between daytime net organic carbon production and nighttime respiration. If daytime respiration equals nighttime respiration (the assumption which is almost universally made), then the CO_2 difference between day and night equals gross organic carbon production: $0.5 \text{ mole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, or $6 \text{ gC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. Moreover, the near-zero net excess production rate (Table 6) indicates that the 24-hour respiration rate is approximately the same as the gross production rate. That is, the gross production-to-respiration ratio of the lagoon community is near 1.0.

An alternative interpretation of the apparent CO_2 evasion against a P_{CO_2} gradient is that an error in the organic carbon term of the CO_2 budget may have carried over into the gas exchange term. That explanation is unlikely. If no gas evasion occurs, then net excess organic carbon production must be low by a factor of 5 (Table 6). In turn, that error would imply a C:P ratio of over 500:1 for the organic material being produced in the lagoon. Such a ratio would indicate extreme phosphorus limitation to production—far beyond the highest C:P ratios obtained for algal cultures in phosphorus-deficient media (Fuhs, 1969; Ketchum and Redfield, 1949). Yet Fuhs has said that any culture medium with measurable phosphorus is unlikely to be limited by that nutrient. Moreover, the observed N:P ratio (about 8.5; Table 5) does not suggest any such phosphorus limitation.

Budget of Particulate Material Flux

It is also possible to estimate the magnitude of suspended-load transfer between the open ocean and the lagoon. Water in the Canton lagoon is very turbid. This turbidity was documented by Secchi disc readings and by measurements of percent light transmission through a 1-m water column (Fig. 23). It can be seen that the Secchi disc reading decreased by about 1.5 m for each 10% reduction in light transmission. The combined data from 1972 and 1973 yielded a mean Secchi disc reading (Fig. 24) of about 5 m, corresponding to 33% light transmission through a 1-m water column. The maximum turbidity in the lagoon corresponded to 10% light transmission, and the clearest water (near the pass) had 58% light transmission.

In order to determine the major contributors to the turbidity, the suspended CaCO_3 content and chlorophyll *a* content of 13 water samples were compared with the light transmission data. Figure 25 shows an apparent negative exponential relationship between CaCO_3 and light transmission but no relationship between chlorophyll and transmission. Thus, suspended CaCO_3 appears to be the major contributor to the lagoon turbidity. The mean CaCO_3 content of the water was about 500 mg/m^3 , while the mean chlorophyll *a* content of the water (including a number of samples not illustrated here) was 0.8 mg/m^3 . It is assumed to a first approximation that both of these parameters are near 0 in the ocean water.

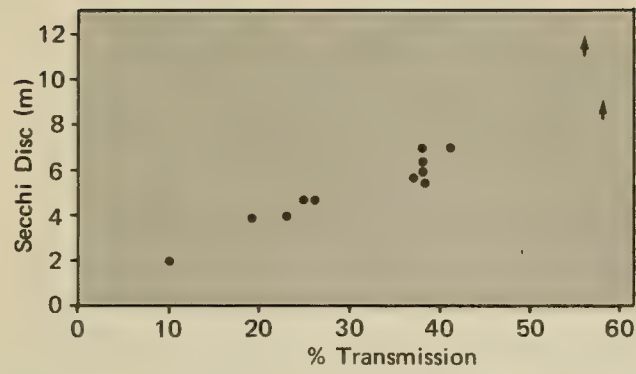


Figure 23. Secchi disc reading versus percent light transmission through a 1-m water column. (For samples indicated by arrows, the Secchi disc was visible on the sea floor.)

Figure 24. Secchi disc reading versus distance from the lagoon pass.

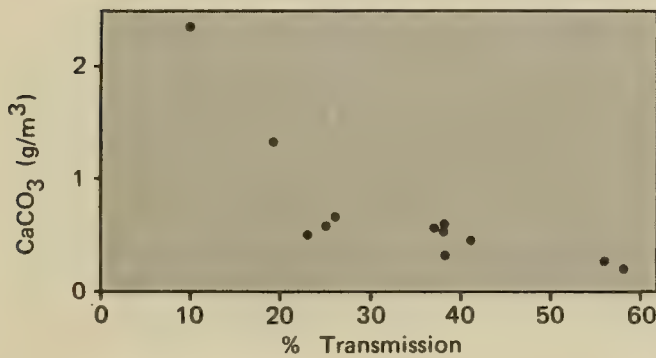
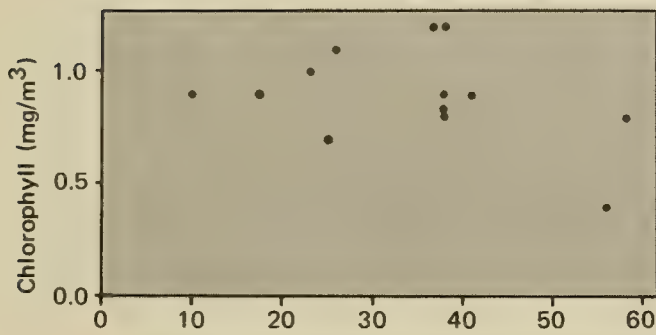
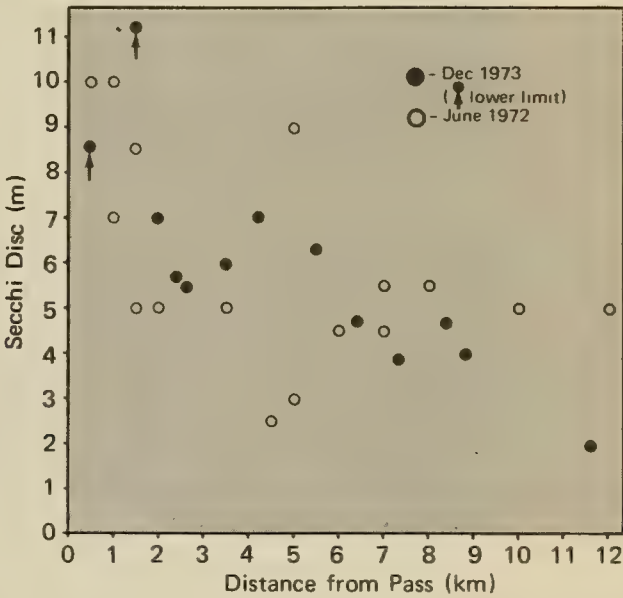


Figure 25. Chlorophyll *a* and suspended CaCO₃ versus percent light transmission through a 1-m water column.

Previous calculations have given the mean residence time of water in the lagoon to be about 50 days. If the suspended load concentration remains constant and is flushed proportionally to the water, then daily removal rates of these materials will be their concentration through the 6.2-m water column divided by the residence time of the water: $\text{CaCO}_3 = 60 \text{ mg m}^{-2} \text{ day}^{-1}$; chlorophyll $a = 0.1 \text{ mg m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. Data given by Strickland (1965) suggest that the particulate organic carbon content of ocean water is up to 60 times the chlorophyll a content. This conversion should underestimate the total particulate organic carbon load, because it does not account for chlorophyll-free detrital material. Comparison of the Fanning lagoon organic carbon and chlorophyll a data (Gordon, 1971, and Krasnick, 1973, respectively) suggests that the appropriate conversion factor for lagoon systems may be as high as 200. Thus, something in excess of 6 and perhaps as much as 20 mg organic C/m² may be flushed from the lagoon each day.

It is useful to compare these rates of particulate-matter flushing with the production rates of inorganic and organic carbon. The budget in Table 6 established that the lagoon-wide utilization of CO_2 for net precipitation of CaCO_3 is $14 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ($1.4 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$). It appears that only about 4% of the total CaCO_3 produced in the lagoon escapes as suspended material. Net excess organic carbon production is about $3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. Multiplication by 12 converts this value to mg organic carbon: $36 \text{ mg m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. Therefore 17% to 56% of the net organic carbon production appears to be flushed from the system.

Organic Material in Lagoon Sediments

The organic carbon content of 16 sediment samples averaged 0.8% by weight (standard deviation = 0.4%). The budgets of suspended materials can be used with these organic carbon analyses to calculate the flux of organic materials into the sediments and from the lagoon.

To a first approximation, no CaCO_3 is lost from the lagoon; it is all deposited there. From the CO_2 budget (Table 6), the mean CaCO_3 deposition rate in the lagoon is therefore about $1.4 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. The organic carbon deposition is about 0.8% of this figure, or $11 \text{ mg m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. This figure is about 30% of the net excess organic carbon production, suggesting that 70% of this production must be lost from the lagoon. This loss estimate is only slightly higher than the upper figure for the flushing of organic carbon as given by the suspended-load data. The two values both demonstrate that most of the net excess organic carbon produced in the lagoon does not accumulate there.

DISCUSSION

Organic Carbon Metabolism

With respect to all biogeochemical flux parameters either measured or inferred, the Canton lagoon community shows distinct gradients of decreasing rates with increasing distance from the lagoon pass. These biogeochemical gradients provide a record of the events which occurred in the lagoon during and immediately preceding this survey. The patterns observed are in general accord with both the present distribution of biota in the lagoon and the past distribution as inferred from the distribution of reef structures. A variety of explanations might be offered for the maintenance of these patterns over some period of time. We suspect, however, that the pattern is general confirmation of the notion that water movement favors the growth of coral reefs.

There are clues that water motion is, of all the parameters acting on the system, the major one. Standing crops of fishes and corals are greatest near the pass, where tidally induced water flow is the greatest (Henderson and Grovhoug, this report; Jokiel and Maragos, this report). The richest reefs can be visited safely only during slack tides. By contrast, reefs of the Altered Zone (Frontispiece) are low in both fish and coral standing crops, and experience little water motion. These reefs have obviously been recently damaged, probably by altered circulation. Extensive dredging operations about 1943 closed several small passages along the northwestern side of the lagoon, altered the configuration of the main pass, and cut seaplane runways through patch and line reefs near the main pass (Henderson *et al.*, this report). These operations apparently did not alter the total water flow to and from the lagoon; the present lagoon tidal range is about the same as that of the adjacent ocean. However, the patterns of water flow, and perhaps the net exchange rate between the ocean and the lagoon, have been altered. Almost certainly, the Altered Zone has experienced the greatest change in circulation.

Various aspects of water and sediment composition might be implicated in the limitation of lagoon reef development at Canton. The most conspicuous candidates for limiting reef development are salinity, nutrients, turbidity, light, and deposition of calcareous mud on substrata which might otherwise be available for reef development. All of the above properties progressively deviate from ocean-reef values with increasing distance into the lagoon from the single pass. However, there is evidence that water motion exerts a more direct influence on the reef biota than do any of the above variables. Indeed, decreasing water motion may be viewed as the major cause for the gradients observed in the above parameters.

The lagoon salinity ranges from about 36 to 40 ‰, outside the 34–36 ‰ range considered by Wells (1957) to be optimal for coral growth. Yet, luxuriant reefs in the Red Sea at salinities up to 42 ‰ have been reported by Loya and Slobodkin (1971).

Both nitrogen and phosphorus are often considered to be materials which may limit metabolic activity of biological systems. The data presented here suggest that the net uptake ratio of dissolved inorganic nitrogen and phosphorus from the lagoon water (8.5:1) is slightly above the relative ratios of those materials in the water entering the lagoon (about 6.4:1); that is, if this uptake rate were maintained, nitrogen would be exhausted slightly before phosphorus. We suspect that neither of these materials alone limits metabolism in the Canton lagoon, nor perhaps in most other coral reef ecosystems.

Turbidity, light, and the deposition of fine sediments represent a complex interaction of factors which have been suggested to limit reef development in other areas. Analogy with the reefs in the lagoon of Fanning Atoll suggests that such limitation is not the case at Canton. Roy and Smith (1971) report that the Fanning lagoon reefs are much richer than those at Canton; yet the water is actually more turbid at Fanning. Calcium carbonate production rates in the two systems (Smith and Pesret, 1974; this paper) suggest that the sediment production rate, and by implication the deposition rate, is perhaps twice as fast at Fanning as at Canton.

Water motion has been suggested by Munk and Sargent (1954), Wells (1954), and many other authors to be an important variable in the development of coral reefs. Riedl (1971) argues that water motion is not an environmental parameter in its own right but is a transportation medium for other materials. A variety of suggestions has been offered to explain the roles of water motion in favoring the growth of coral reefs. Perhaps the most recurrent of these suggested roles have been that the flow of water supplies food, aids in the diffusion of dissolved materials, dissipates heat, transports larvae, removes waste products, and alleviates smothering by sediments. All of these suggestions are undoubtedly valid, and the list could be expanded.

Water motion also provides a substantial subsidy of energy to an ecosystem in addition to that provided by solar radiation. The tidal energy to change the water level in the Canton lagoon may be calculated to be about ten times the caloric input from net organic carbon production,* and energy input into the

*The input of tidal energy may be approximated by the formula for kinetic energy (K): K equals the mass of water raised or lowered times the acceleration of gravity times the height the water is raised or lowered. The mass of the tidal head per square meter is 700 kg, and the water is raised and lowered twice the mean tidal range (0.7 m) daily. So K is 19×10^4 joules $\text{m}^{-2} \text{day}^{-1}$, or about 5 Kcal $\text{m}^{-2} \text{day}^{-1}$. The energy associated with a net organic carbon production of 40 mg C $\text{m}^{-2} \text{day}^{-1}$ is about 10 Kcal per gram of carbon, or 0.4 Kcal $\text{m}^{-2} \text{day}^{-1}$ (Whittaker and Likens, 1973).

lagoon by wind stirring is not even numerically considered here. Even if only a small percentage of this mechanical energy can be utilized by organisms which would otherwise either move water or move through it in order to serve the roles enumerated above, this subsidy is substantial. In the absence of adequate evidence to demonstrate which aspects of water motion might be the most important, its function may be viewed as that of a generalized transfer coefficient. In any water mass, increased motion will enhance the transfer of materials used or discarded by the biota. This transfer may be considered a subsidy to input of solar radiation. The input of mechanical energy is not evenly distributed throughout the lagoon. Clearly, tidal energy decreases with distance from the pass, and wind energy decreases with water depth. Thus, shallow reefs near the pass are favored by this energy subsidy. Local depressions in the shallow reefs most effectively “channel” the flow of water and support vigorous reef communities. In some portions of the seaward reefs, water motion (energy) may be so great that organisms are excluded or destroyed by mechanical damage. For example, Munk and Sargent (1954) report a mean annual discharge of 8 hp/ft of reef front against the northeast (windward) face of Bikini Atoll. If this power is dissipated over a depth of 20 m on a 30-degree slope (that is, to approximately the 10-fathom terrace), then it is equivalent to an energy input of about 10^4 Kcal m^{-2} day^{-1} against that face—about 2,000 times the mean energy input we postulate for the Canton lagoon. Examination of a windward fore-reef spur at Enewetak Atoll demonstrates these spur and groove structures to be largely the product of erosion (Buddemeier *et al.*, 1975), at least to water depths of about 5 m.

The budget of organic carbon production does not indicate what component of the community is principally responsible for the production. It seems likely that even in the lagoon primary production is dominated by the benthos. In summarizing plankton production rates for reef lagoons, Gordon *et al.* (1971) reported no value higher than about 1 g C m^{-2} day^{-1} . If a gross production-to-respiration ratio of 2 is assumed for plankton communities, then this net production is equivalent to a gross production of about 2 g C m^{-2} day^{-1} . This figure is substantially below the gross production rate calculated for Canton (6 g C m^{-2} day^{-1}). It therefore seems likely that the plankton are not the major producers of that lagoon community.

Canton and indeed several other atolls throughout the equatorial Pacific Ocean are exposed to some of the highest major inorganic nutrient levels to be found in open ocean surface waters (compare the phosphate map of Reid, 1961, with the coral-reef distribution map of Wells, 1957). Under such circumstances it is reasonable to suppose that neither phosphorus nor nitrogen would limit reef metabolism. Alternative micronutrients are demonstrably important to the productivity of phytoplankton in the open ocean (for example, iron; Menzel and Ryther, 1961), and have been suggested to be important in the distribution of some reef algae (for example, *Sargassum*; Doty, 1954; DeWreede, 1973).

These micronutrients might not correlate well with nitrogen and phosphorus, because the micronutrients are largely supplied from local sources, such as the trace metals found in the rocks of high volcanic islands.

Available data suggest that the productivity of atolls is probably similar to that of high-island reefs (compare the data in Marsh, 1974, and Kohn and Helfrich, 1957, with the summary data in Smith and Marsh, 1973). Critical materials may be cycling more rapidly within atoll systems than high-island reefs. Grazing activity (for example, by fishes; Bakus, 1969) is of considerable importance in this recycling—perhaps far beyond the energetic importance of the organisms in question.

The dissolved inorganic nitrogen and phosphorus budgets of the Canton lagoon both show that the community utilizes these materials, hence that the community is autotrophic. The slowness of the net uptake rates in comparison to the high gross production rate demonstrates that the margin of community autotrophy is remarkably slender. In fact, the low net excess production observed for the total lagoon (about $40 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) is somewhat below the frequently quoted net production rate for the open ocean ($100 \text{ mg m}^{-2} \text{ day}^{-1}$; Ryther, 1969). Because of the high oceanic nutrient levels near Canton, the net excess production of the ocean planktonic community there may well exceed this value by a considerable margin.

Despite the very low net excess production of the Canton lagoon community, there apparently is net export of organic carbon from the atoll to the open ocean. This conclusion is supported both by the composition of materials suspended in the water column and by the sediment composition. If there were not such export, the sediments should have about 2.5% by weight organic carbon; instead, they average about 0.8%. In constructing a carbon budget for the Bahama Banks, Broecker and Takahashi (1966) noted an apparent discrepancy between the budgetary implications of net organic carbon production and the observed sediment composition. They concluded that their budget was not properly balanced. This does not seem to be the case at Canton, and it may not have been true for the Bahamas budget either. The suspended-load data discussed here suggest that there may be substantial removal of organic material from the lagoon, with relatively little CaCO_3 loss. A variety of explanations might be offered for this phenomenon; those given below seem the most reasonable.

In the first place, CaCO_3 precipitated by the benthos in the lagoon is less likely than organic carbon to be dislodged from the lagoon floor by either mechanical or biological activity and then to become suspended in the water column. Organic material, once suspended, is less dense than the CaCO_3 and will stay in suspension longer. Hence, particulate organic carbon is more susceptible to flushing from the system than is inorganic carbon. Moreover, one major component of the organic carbon inventory in the lagoon has not even been

evaluated in these budgets—dissolved organic carbon. This material would also be easily flushed from the system. Indeed, it would be surprising if there were not more organic carbon lost than inorganic carbon.

The suggested export of up to 70% of the excess organic carbon produced in the lagoon makes the narrow autotrophic margin of the lagoon community all the more remarkable. Most of the excess production which does occur does not accumulate but leaks from the system. The gross organic carbon production of the Canton lagoon is almost 10^5 tons/yr. The net excess organic carbon production of the lagoon amounts to approximately 550 metric tons/yr. Of that net production, about 400 tons is lost to the ocean, and the remainder (0.2% of the gross production) accumulates with sediments on the lagoon floor.

Depositional History

The CaCO_3 production rate in the lagoon is about $500 \text{ g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ (Table 6). This rate is about 10 to 15% of the rates which have been reported by the same alkalinity-depletion technique for reef flats (Smith, 1973; Kinsey, 1972), about half the rate found in the Fanning Atoll lagoon (Smith and Pesret, 1974), and the same as the rate reported by Broecker and Takahashi (1966) for the Bahama Banks. If it is assumed that the sedimentary materials being produced have a dry-weight density of about 1.4 g/cm^3 (that is, about 50% porosity), and that none of the material being produced is lost from the lagoon, then this production rate at Canton is equivalent to a mean vertical deposition rate of about 0.3 mm/yr. World-wide mean sea level is presently changing little, if at all (Curry *et al.*, 1970); there is no reason to suspect that large vertical tectonic movements have occurred at Canton.* Therefore, the lagoon floor at Canton is probably not shoaling by more than this small increment. There probably is a balance between “too much” production on the reefs and “too little” production on the lagoon floor. Erosion (largely biological) allows redistribution of materials throughout the lagoon.

Prior to about 8,000 years ago, sea level was rising at a rate approaching 2 cm/yr (Curry *et al.*, 1970). Under such conditions, it is inconceivable that reefs resembling those presently found in the Canton lagoon could have produced sufficient sediment to maintain the lagoon floor at a constant depth

*There are morphological features which suggest that there may have been as much as a 2-meter high-stand (possibly local) of sea level at Canton within the last several thousand years. This uncertainty is within the range of present debate about eustatic changes and is of no direct concern here.

relative to the rising sea level. In fact, even if such reefs were not being eroded, they probably still could not have maintained themselves at sea level. Yet the reef structures probably do not greatly antedate the present general island morphology. The shape of the reefs appears related to water flow to and from the lagoon.

The entire reef configuration in the lagoon today therefore appears to be less than 8,000 years old, and these reefs have probably grown up from a base approximated by the present maximum depth found in the lagoon (about 25 m). Topographic details of the base cannot be inferred from the present topography. This amounts to a lagoon infilling of about 20 m in 8,000 years, or an average of 2.5 mm/yr.

If this interpretation is substantially correct, then the growth of the reefs in the lagoon has slowed considerably as the lagoon has become clogged with reef structures. One or more passages have existed along the southeast rim of the atoll until relatively recently and have been blocked by the formation of beach ridges or by slight oscillations in relative sea level or by both. The maximum initial rate of reef growth making this model feasible is about 5 mm/yr if the slowdown from that maximum rate has been constant with time. This maximum rate is consistent with the rates which Smith (1973) and Kinsey (1972) have reported for shallow reef environments elsewhere.

Mechanisms governing CaCO_3 production rate in the Canton lagoon are probably similar to those which limit organic carbon production. Corals are the most conspicuous calcifying organisms in the lagoon, if not the major ones. The distribution of corals obviously is sensitive to location (Jokiel and Maragos, this report). The growth rates of a few individual coral heads from Canton have been determined by means of x-radiography (R. Buddemeier, personal communication), and these rates do not appear to be directly sensitive to the location from which the coral was collected. Hence, the CaCO_3 production rate of the lagoon seems more nearly related to the standing crop of calcifying organisms than to variations in the calcification rates of individual taxa.

The Canton lagoon CO_2 system bears one major contrast with that of Fanning lagoon. Fanning lagoon water was found to be approximately saturated with aragonite, and that saturation state was suggested as a possible factor limiting the CaCO_3 production rate there (Smith and Pesret, 1974). At Canton, the calculated saturation state of the water with aragonite remains relatively constant throughout the lagoon, near 200% saturated (CaCO_3 ion activity product $\approx 10^{-7.9}$). It thus appears that the rate at which CaCO_3 is precipitated in that lagoon approximately matches the increase in CaCO_3 ion activity product from evaporation.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

Much of the budgetary analysis presented here is highly speculative, and this speculation is offered without apology. The budgets provide a rapid overview of a poorly known environment which constitutes a major portion of coral atolls. Such an overview gives little attention to biological detail; that detail can follow, using the overview as a framework on which to build.

This investigation was undertaken as part of an environmental survey of the Canton lagoon. The budgets provide bases for environmental assessment. The major environmental characteristics suggested by the budget are summarized below.

Evaporation, rainfall, and salinity provide the basis for estimating the residence time of water in the lagoon. Salinity increases from net evaporation as water ages in the lagoon. The mean residence time of water in the lagoon is about 50 days, while the oldest water remains in the lagoon about 95 days.

The productivity of the Canton lagoon community is probably not limited by the major inorganic plant nutrients (nitrogen and phosphorus). Both of these materials are present at high concentrations in water entering the lagoon, and neither is exhausted while the water ages in the lagoon. The net utilization of nutrients demonstrates that the lagoon community is autotrophic, and the slow rate of utilization demonstrates that the margin of autotrophy is narrow. Lagoon-wide phosphorus utilization is about $0.027 \text{ mmole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, and nitrogen utilization is about 8.5 times this rate.

Net organic carbon production can be inferred from the phosphorus budget to be about $3 \text{ mmole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, or about $36 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$. This rate is probably near the net organic carbon production of the open ocean adjacent to the atoll. Gross organic carbon production is about $6 \text{ gC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, comparable to rates which have been estimated for coral reef flats elsewhere and over 100 times the net production. Thus, the lagoon maintains a remarkably close balance between the production and consumption of organic compounds. Both the suspended load and the sediments suggest that most of this small excess of organic carbon which is produced is flushed from the lagoon rather than being incorporated into the sediments. Yet the amount of flushed material is a trivial fraction of the gross production.

The rate at which the lagoon community produces calcareous material is much slower than CaCO_3 production rates reported for other portions of coral atolls. It appears likely that the lagoon reefs have developed within the last 8,000 years and have filled the lagoon with up to 20 m of sedimentary materials.

The standing crop of organisms in the lagoon is obviously related to local variations in water motion within the lagoon. Net and gross organic carbon production and the production of CaCO_3 are also apparently related to this motion. Aside from purely mechanical destruction, the only extensive human damage to the lagoon community appears to be associated with local reduction of water motion within the lagoon. Such artificial damage is minor in comparison with the pervasive geological history of progressive lagoon infilling, enclosure, and restriction of circulation.

Perhaps the most conspicuous attribute of the Canton lagoon material balance is the efficiency with which the system retains materials once formed. In the case of organic materials, this retention is accomplished by virtually complete recycling of materials, with almost no loss of these materials back to the open ocean or to the sediments on the lagoon floor. The small loss which does occur is balanced by the continued uptake of materials from ocean water which flows into the lagoon. Inorganic materials are precipitated and deposited, leading to a gradual infilling of the lagoon with calcareous sediments.

REFERENCES

- Bakus, G. J. 1969. Energetics and feeding in shallow marine waters. *Int. Rev. Gen. Exp. Biol.* 4:275-369.
- Broecker, W. S., and T. Takahashi. 1966. Calcium carbonate precipitation on the Bahama Banks. *Jour. Geophys. Res.* 17:1575-1602.
- Buddemeier, R. W., S. V. Smith, and R. A. Kinzie III. 1975. Holocene windward reef-flat history, Enewetak Atoll. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 86:1581-1584.
- Chave, K. E., S. V. Smith, and K. J. Roy. 1972. Carbonate production by coral reefs. *Marine Geol.* 12:123-140.
- Curry, J. R., F. P. Shepard, and H. H. Veeh. 1970. Late Quaternary sea-level studies in Micronesia: CARMARSEL Expedition. *Bull. Geol. Soc. America.* 81:1865-1880.
- Degener, O. and I. Degener. 1959. Canton Island, South Pacific (resurvey of 1958). *Atoll Res. Bull.* 64:24 pages.
- DeWreede, R. E. 1973. The ecology of *Sargassum* in Hawaii, with reference to the species in Micronesia. Unpublished Ph.D. dissertation, University of Hawaii.
- Doty, M. S. 1954. Distribution of the algal genera *Rhipilia* and *Sargassum* in the Central Pacific. *Pac. Sci.* 8:367-368.
- Ekdahl, C. A., Jr., and C. D. Keeling. 1973. Quantitative deductions from the records at Mauna Loa Observatory and at the South Pole, pp. 51-85, in *Carbon and the biosphere* (C. M. Woodwell and E. P. Pecan, eds.), Technical Information Center, Office of Information Sciences, U. S. Atomic Energy Commission.
- Fuhs, G. W. 1969. Phosphorus content and rate of growth in the diatoms *Cyclotella nana* and *Thalassiosira fluviatilis*. *J. Phycol.* 5:312-321.
- Gallagher, B. S., K. M. Shimada, F. I. Gonzalez, Jr., and E. D. Stroup. 1971. Tides and currents in Fanning Atoll lagoon. *Pac. Sci.* 25:191-205.
- Gordon, D. C., Jr. 1971. Organic carbon budget of Fanning Island lagoon. *Pac. Sci.* 25:222-227.
- Gordon, D. C., Jr., R. O. Fournier, and G. J. Krasnick. 1971. Note on the planktonic primary production in Fanning Island lagoon. *Pac. Sci.* 25:228-233.
- Head, P. C. 1971. An automated phenolhypochlorite method for the determination of ammonia in seawater. *Deep-Sea Res.* 18:531-532.
- Jacobs, W. C. 1942. On the energy exchange between sea and atmosphere. *J. Mar. Res.* 5:37-60.
- Keeling, C. D. 1968. Carbon dioxide in surface ocean waters. 4. Global distribution. *Jour. Geophys. Res.* 23:4543-4553.
- Ketchum, B. H., and A. C. Redfield. 1949. Some physical and chemical characteristics of algae grown in mass culture. *J. Cell. Comp. Physiol.* 33:281-300.

- Kinsey, D. W. 1972. Preliminary observations on community metabolism and primary productivity of the pseudo-atoll reef at One Tree I., Great Barrier Reef. Proc. Symp. Corals and Coral Reefs (Mandapam Camp, India, 1969). Mar. Biol. Assoc. India: 13-32.
- Kinsey, D. W., and A. Domm. 1974. Effects of fertilization on a coral-reef environment—primary production studies. Proc. Second Int. Coral Reef Symp. (Great Barrier Reef Committee, Brisbane) 1:49-66.
- Kohn, A. J., and P. Helfrich. 1957. Primary organic productivity of a Hawaiian coral reef. Limnol. Oceanogr. 2:241-251.
- Krasnick, G. 1973. Phytoplankton pigments and nutrient concentration, pp. 51-60, *in* Hawaii Institute of Geophysics Report 73-13.
- Loya, Y. and L. B. Slobodkin. 1971. The coral reefs of Eilat (Gulf of Eilat, Red Sea), pp. 117-139, *in* Regional variation in Indian Ocean coral reefs (M. Yonge and D. R. Stoddart, eds.). Academic Press, New York.
- Marsh, J. A., Jr. 1974. Preliminary observations on the productivity of a Guam reef flat community. Proc. Second Int. Coral Reef Symp. (Great Barrier Reef Committee, Brisbane). 1:139-145.
- Menzel, D. W., and J. H. Ryther. 1961. Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea, with special reference to iron. Deep-Sea Res. 7:276-281.
- Munk, W. H., and M. C. Sargent. 1954. Adjustment of Bikini Atoll to ocean waves. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 260-C, 275-280.
- Odum, H. T., and E. P. Odum. 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. Ecol. Monogr. 25: 291-320.
- Okubo, A. 1971. Oceanic diffusion diagrams. Deep-Sea Res. 18:789-802.
- Pilson, M. E. Q., and S. B. Betzer. 1973. Phosphorus flux across a coral reef. Ecol. 54:581-588.
- Redfield, A. C., B. H. Ketchum, and F. A. Richards. 1963. The influence of organisms on the composition of sea-water, pp. 26-77, *in* The sea, v. 2. Wiley, New York.
- Reid, J. L. 1961. On circulation, phosphate-phosphorus content, and zooplankton volumes in the upper part of the Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. 6:287-306.
- Riedl, R. 1971. Water movement, pp. 1085-1156, *in* Marine ecology, v. 1, pt. 2, Wiley-Interscience, London.
- Roy, K. J., and S. V. Smith, 1971. Sedimentation and coral reef development in turbid water: Fanning lagoon. Pac. Sci. 25:234-248.
- Ryther, J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science. 166:72-76.
- Schmalz, R. F., and F. J. Swanson. 1969. Diurnal variations in the carbonate saturation of seawater. Jour. Sed. Petrol. 39:487-505.
- Smith, S. V. 1973. Carbon dioxide dynamics: a record of organic carbon production, respiration, and calcification in the Eniwetok windward reef flat community. Limnol. Oceanogr. 18:106-120.

- . Coral Reef carbon dioxide metabolism. *Proc. Second Int. Coral Reef Symp. (Great Barrier Reef Committee, Brisbane)* 1:77–85.
- Smith, S. V., and G. S. Key. 1975. Carbon dioxide and metabolism in marine environments. *Limnol. Oceanogr.* 20:493–495.
- Smith, S. V., and J. A. Marsh, Jr. 1973. Organic carbon production on the windward reef flat of Eniwetok Atoll. *Limnol. Oceanogr.* 18:953–961.
- Smith, S. V., and F. Pesret. 1974. Processes of carbon dioxide flux in the Fanning Island lagoon. *Pac. Sci.* 28:225–245.
- Strickland, J. D. H. 1965. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain, pp. 477–610, *in* *Chemical oceanography*, Academic Press, London.
- Strickland, J. D. H., and T. R. Parsons. 1968. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada.* 167. 311 pages.
- Sverdrup, H. U., M. W. Johnson, and R. H. Fleming. 1942. *The oceans*. Prentice-Hall, New York. 1087 pages.
- Taylor, R. C. 1973. An atlas of Pacific islands rainfall. Hawaii Institute of Geophysics Report 73–9. 175 pages.
- Telek, G., and N. Marshall. 1974. Using a CHN analyzer to reduce carbonate interference in particulate organic carbon analyses. *Mar. Biol.* 24:219–221.
- van Zwaluwenburg, R. H. 1941. Canton Island, *in* *The Planters Record*. 45:15–24.
- von Arx, W. S. 1954. Circulation systems of Bikini and Rongelap lagoons. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 260-B:265–273.
- Webb, K. L., W. D. DuPaul, W. Wiebe, W. Sottile, and R. E. Johannes. 1975. Enewetak (Eniwetok) Atoll: Aspects of the nitrogen cycle on a coral reef. *Limnol. Oceanogr.* 20:198–210.
- Wells, J. W. 1954. Recent corals of the Marshall Islands. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 260-I, 385–476.
- . 1957. Coral reefs, pp. 609–631, *in* *Geol. Soc. Am. Mem.* 67, v. 1.
- Whittaker, R. H. and G. E. Likens. 1973. Carbon in the biota, pp. 281–300, *in* *Carbon and the biosphere* (G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds.), Technical Information Center, Office of Information Sciences, U. S. Atomic Energy Commission.
- Wyrski, K. 1966. Seasonal variation of heat exchange and surface temperature in the North Pacific Ocean. Hawaii Institute of Geophysics Report 66–3. 8 pages plus 72 unpaginated figures.

REEF CORALS OF CANTON ATOLL: I. ZOOGEOGRAPHY

by

J. E. Maragos

and

P. L. Jokiel

ABSTRACT

Over 75 species and 36 genera and subgenera of reef corals were reported during recent surveys at Canton Atoll. When combined with the new records reported at McKean Atoll, these records nearly double the number of species and genera previously reported for the Phoenix Islands. Although the Phoenix Island coral fauna is considerably more diverse than previously estimated and more diverse than reported for island groups to the east, island groups to the west show much higher coral diversities. These findings are consistent with the overall trend, previously noted by Wells (1954) and others, of a decreasing number of coral species and genera from west to east across the tropical Pacific.

Investigations also reveal that significant dissimilarities exist between the species and generic lists of Canton and adjacent islands and island groups in the Central Pacific. Although some of the apparent discontinuities in the distribution of certain corals may be artifacts resulting from variable or incomplete sampling, some are apparently real. The causes for the local suppression of certain genera and species from some islands and their abundance on others nearby are unknown but are probably related to geographic isolation or variations in the local rates of immigration and extinction of coral species.

Comparison of the Phoenix data with previously reported coral distributions in the Indian Ocean seems to support the theory that the Indo-Pacific reef coral fauna shows a homogenous distribution.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank Leo Johnson for assistance in travel and diving arrangements; members of the Canton Diving Club for diving assistance; Dr. John W. Wells, who made available previous information on Canton Atoll corals and who generously identified many of our specimens; Dr. Tom Dana for providing access to his specimens and unpublished data on McKean corals; Dr. E. C. Evans III for providing economic support and laboratory space in Hawaii; and the Hawaii Institute of Marine Biology for clerical assistance. J. G. Grovhoug, R. S. Henderson, and Dr. Stephen V. Smith also provided assistance, and Dr. David R. Stoddart offered useful information on coral distributions.

INTRODUCTION

This paper describes the hermatypic and ahermatypic corals collected at Canton Atoll during visits by the authors in 1972 and 1973. An attempt is also made to compare the Canton reef coral fauna with those of other atolls and island groups in the Central Pacific. A companion paper (Jokiel and Maragos, this report) focuses on the abundance and distribution of corals in different environments at Canton and describes the probable factors controlling coral distribution on the atoll.

The results of this study are based upon corals collected during three separate visits to Canton. Jokiel visited Canton and Hull Atolls for one week during the summer of 1972 and acquired a collection of corals from lagoon and ocean reef environments. Maragos visited Canton for four weeks in September 1973 and also collected corals from lagoon and ocean reefs. Jokiel visited Canton and obtained additional coral specimens primarily from lagoon environments during a survey by the Naval Undersea Center and the Hawaii Institute of Biology for two weeks in November–December 1973.

Previous information on corals from the Phoenix Islands was obtained from John Wells (personal communication), who collected 20 genera and subgenera of reef corals from Canton lagoon. In addition, Dana (1975) made an extensive collection of corals from McKean Atoll, also in the Phoenix group, to the west of Canton (Frontispiece).

METHODS

Nearly 100 reef sites were surveyed during the three visits. Corals were collected by scuba divers operating from small skiffs or swimming out from shore. Information on location, water depth, reef morphology, and other environmental data was recorded for each site. Comprehensive water chemistry, biological, and physical data were also collected at some of the sites during the third visit (see other papers in this report). Locations of the collecting sites are found in the companion paper (Jokiel and Maragos, this report). Additional descriptive material on Canton is found in Henderson *et al.* (this report).

Coral identification was carried out at Canton and later in Hawaii. Collected coral samples were immersed in a dilute sodium hypochlorite (Clorox) solution for 24 hours and then cleaned and dried. Tags showing the date, location,

depth of collection, and other information were attached to each coral skeleton sample. Some of the specimens were identified using published reference reports on coral systematics. Others were identified using the reference collections of Maragos, the Bishop Museum, and the Hawaii Institute of Marine Biology. Approximately 40 of the taxonomically difficult specimens were sent to Dr. John W. Wells (Cornell University), who kindly made the identifications.

Fortunately, it was possible to compare Dana's collections from McKean with ours from Canton and Hull before this paper was written. The comparisons provided a reliable basis for comparing the coral faunas of the respective localities and determining which of the differences in the species lists were real or artificial. Because of the problems associated with growth form variation in corals, systematic descriptions are frequently unreliable at the species level (Wells, 1954). Some of the discrepancies in the species assignments made for the two collections are probably the result of differences in source material, reference material, experience, and procedures of the different taxonomists making the identifications. In particular, there were inconsistent assignments for corals of the genera *Montipora*, *Pocillopora*, and *Porites*.

RESULTS

Canton is an oblong, roughly triangular atoll having a northeast-southwest axis about 17 km long. The width of the lagoon perpendicular to the long axis averages about 4 km (Henderson *et al.*, this report). The single deep passage through the atoll is located on the leeward (western) side of the atoll. Reefs in the lagoon were well sampled for corals. Ocean reefs within 2 km of the passage were also investigated. Time and logistic constraints did not permit surveys on ocean reefs farther from the passage.

A list of the corals collected at Canton Atoll is presented in Table 7. Only a few specimens were collected from the lagoon at Hull Atoll, and none of the species was unique to Hull. The coral list includes 82 species, of which 5 are ahermatypes and 77 are hermatypes (reef corals). Of the 40 genera and subgenera of corals collected, 36 are hermatypic. Only one hermatypic species and genus collected by Wells during an earlier visit was not collected during our later visits to Canton (*Podabacia crustacea*). The new records now raise the total number of reported reef coral genera and subgenera from 20 to 36. In addition, Dana (1975) has reported 24 genera and subgenera and 51 species of reef corals from McKean Atoll, also within the Phoenix Islands. Of the McKean corals, the genera *Plesiastrea* and *Porites* (*Synaraea*) were not reported at Canton. Thus, the total generic diversity (that is, number of genera and subgenera per island group) of reef corals from the Phoenix Islands has been increased to at least 38.

Table 7. Species list of reef corals collected from Canton Atoll by Jokiel and Maragos.

An "M" follows the names of species also reported at McKean by Dana (1975).

<i>Acropora conigera</i> (Dana)
<i>Acropora</i> sp. cf. <i>A. corymbosa</i> (Lam.)
<i>Acropora cytherea</i> (Dana) or <i>A. hyacinthus</i> var. <i>cytherea</i> (Dana)
<i>Acropora formosa</i> (Dana)
<i>Acropora</i> sp. cf. <i>A. hyacinthus</i> (Dana) – M
<i>Acropora humilis</i> (Dana) – M
<i>Acropora</i> sp. cf. <i>A. nasuta</i> (Dana)
<i>Acropora palifera</i> (Lam.)
<i>Acropora</i> sp. cf. <i>A. polymorpha</i> (Brook)
<i>Acropora reticulata</i> (Brook)
<i>Acropora</i> sp. cf. <i>A. rotumana</i> (Gardiner)
<i>Acropora</i> sp. cf. <i>A. surculosa</i> (Dana)
<i>Acropora syringodes</i> (Brook)
<i>Agariciella</i> sp.
<i>Agariciella ponderosa</i> (Gardiner)
<i>Astreopora myriophthalma</i> (Lam.)
<i>Coscinaraea columnna</i> (Dana)
+☆ <i>Culicia</i> sp. cf. <i>C. rubeola</i> (Quoy and Gaimard)
<i>Cyphastrea serailia</i> (Forskaal)
+☆ <i>Distichopora violacea</i> (Pallas)
<i>Echinopora lamellosa</i> (Esper) – M
<i>Echinophyllia aspera</i> Ellis & Solander
<i>Favia pallida</i> (Dana) – M
<i>Favia</i> sp. cf. <i>F. rotumana</i> (Gardiner)
<i>Favia speciosa</i> (Dana)
<i>Favia stelligera</i> (Dana) – M
<i>Favites abdita</i> (Ellis & Solander) – M
<i>Favites pentagona</i> (Esper) – M
<i>Fungia</i> (<i>Danafungia</i>) <i>valida</i> Verrill
<i>Fungia</i> (<i>Fungia</i>) <i>fungites</i> (Linn.)
<i>Fungia</i> (<i>Pleuractis</i>) <i>paumotensis</i> Stutchbury
<i>Fungia</i> (<i>Pleuractis</i>) <i>scutaria</i> Lam. – M
<i>Fungia</i> (<i>Verrillofungia</i>) <i>concinna</i> Verrill – M
<i>Goniastrea pectinata</i> (Ehrenberg)
<i>Halomitra philippinensis</i> Studer – M
<i>Herpolitha limax</i> (Esper)
<i>Hydnophora microconos</i> (Lam.) – M
<i>Hydnophora rigida</i> (Dana) – M
<i>Leptastrea purpurea</i> (Dana) – M
<i>Leptastrea transversa</i> (Klunzinger) – M
<i>Leptoria phrygia</i> Ellis & Solander
<i>Leptoseris mycetoseroides</i> Wells – M
<i>Leptoseris scabra</i> Vaughan
<i>Lobophyllia costata</i> (Dana) – M
+ <i>Millepora platyphylla</i> Hemprich and Ehrenberg – M
<i>Montipora socialis</i> Bernard – M
<i>Montipora tuberculosa</i> (Lam.)
<i>Montipora verrilli</i> Vaughan – M
<i>Montipora verrucosa</i> (Lam.)
<i>Pachyseris speciosa</i> (Dana)

(Contd)

Table 7. (Contd)

<i>Parahalomitra robusta</i> (Quelch) — M •
<i>Pavona clavus</i> (Dana) — M
<i>Pavona gigantea</i> Verrill — M
<i>Pavona praetorta</i> (Dana)
<i>Pavona varians</i> Verrill — M
<i>Pavona</i> (<i>Pseudocolumnastraea</i>) <i>pollicata</i> Wells
<i>Pavona</i> sp. — M
<i>Platygyra lamellina</i> Ehrenberg var. <i>rustica</i> (Dana) — M
<i>Platygyra sinensis</i> (Milne-Edwards and Haime)
<i>Plerogyra sinuosa</i> (Dana)
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linn.) — M
<i>Pocillopora</i> sp. cf. <i>P. elegans</i> — M
<i>Pocillopora eydouxi</i> Milne-Edwards and Haime — M
<i>Pocillopora meandrina</i> Dana — M ?
<i>Pocillopora molokensis</i> Vaughan
<i>Pocillopora verrucosa</i> (Ellis and Solander) — M
<i>Podabacia crustacea</i> (Pallas)
<i>Porites brighami</i> Vaughan
<i>Porites</i> sp. cf. <i>P. ceylon</i> Bernard or abnormal <i>P. lichen</i> (Dana)
<i>Porites lichen</i> Dana — M
<i>Porites lobata</i> Dana — M
<i>Porites lutea</i> Milne-Edwards and Haime — M
<i>Porites pukoensis</i> Vaughan
<i>Porites superfusa</i> Gardiner — M
<i>Psammocora</i> (<i>Plesioseris</i>) <i>profundacella</i> Gardiner
<i>Psammocora contigua</i> (Esper)
<i>Psammocora nierstraszi</i> Van der Horst — M
<i>Psammocora</i> (<i>Stephanaria</i>) <i>stellata</i> Verrill
+☆ <i>Stylaster</i> sp. cf. <i>S. elegans</i> Verrill
☆ <i>Tubastraea coccinea</i> Lesson
☆ <i>Tubastraea ciphans</i> (Dana)
<i>Turbinaria</i> sp. cf. <i>T. irregularis</i> Bernard — M

☆ Ahermatypes

+Hydrozoan corals

Among the most frequently encountered or common species observed at Canton are *Acropora formosa*, *Echinopora lamellosa*, *Favia stelligera*, *F. pallida*, *Goniastrea pectinata*, *Halomitra philippinensis*, *Herpolitha limax*, *Hydnophora rigida*, *Millepora platyphylla*, * *Montipora verrilli*, *Pavona praetorta*, *Pocillopora meandrina*, *P. damicornis*, and *Porites lutea*. Detailed information on the abundance and distribution of these and other corals at Canton may be found in Jokiel and Maragos (this report).

*There appears to be a complete growth-form series within the genus *Millepora*, between forms which could be described as *M. platyphylla* and *M. tenera*. This gradation is recognized at Canton, but all of the specimens of this genus are here included under the single name *M. platyphylla*.

DISCUSSION

Comparison of the Canton and McKean Coral Faunas

Dana's (1975) species list of reef corals from McKean includes 19 species which are absent from the Canton list (Table 8). This discrepancy principally appears to represent taxonomic vagaries rather than real differences. Comparisons of the actual specimens collected from both locations revealed that only eight of the McKean species were probably not reported from Canton (see footnotes, Table 8). In contrast, 41 of the 77 Canton reef coral species were not reported at McKean (Table 7). Table 9 lists 38 genera and subgenera from Canton and McKean; 2 of those genera are restricted to McKean, 15 are restricted to

Table 8. Reef coral species from McKean Atoll which were not reported from Canton or Hull Atolls. Data from Dana (1975).

<i>Acropora cymbicyathus</i> (Brook)
<i>A. variabilis</i> (Klunzinger)
<i>Cyphastrea microphthalma</i> (Lamarck)
<i>Millepora murrayi</i> Quelch ¹
<i>Montipora aequi-tuberculata</i> Bernard ²
<i>M. granulata</i> Bernard ²
<i>M. informis</i> Bernard
<i>M. venosa</i> (Ehrenberg)
<i>Pavona clivosa</i> Verrill ³
<i>P. minuta</i> Wells
<i>P. (Polyastra)</i> sp. ⁴
<i>Plesiastrea versipora</i> (Lamarck)
<i>Platygyra daedalea</i> (Ellis & Solander) ⁵
<i>Pocillopora elegans</i> Dana ⁶
<i>P. setchelli</i> Hoffmeister ⁷
<i>Porites australiensis</i> Vaughan ⁸
<i>P. fragosa</i> Dana ⁸
<i>P. solida</i> (Forskaal) ⁸
<i>P. (Synaraea) hawaiiensis</i> Vaughan

¹We identified this form from Canton as a ramose variety of *M. platyphylla*.

²We identified all tuberculate *Montipora* from Canton as *M. verrilli* and thus this form may exist at Canton.

³We identified this form of *Pavona* from Canton as *P. clavus*.

⁴We identified this form of *Pavona* from Canton as *Pavona* sp.

⁵We identified this form of *Platygyra* from Canton as *P. lamellina*.

⁶We identified similar forms from Canton as *P. meandrina* or *P. eydouxi*.

⁷We identified all robust cespitose *Pocillopora* from Canton as *P. damicornis*, and thus this form may exist at Canton.

⁸We identified this form of *Porites* from Canton as *P. lobata*.

Canton, and 21 are found at both locations. If it is assumed that both atolls were equally sampled for corals, then these data indicate the McKean fauna to be considerably less diverse than those at Canton. The differences seem surprising, as McKean is located only 350 km to the west of Canton.

Table 9. Existing and new generic records of reef corals from Canton and McKean, Phoenix Islands. (Subgenera are in parentheses).

Existing	New
<i>Acropora</i>	+ <i>Agariciella</i>
+ <i>Astreopora</i>	+ <i>Coscinaraea</i>
<i>Cyphastrea</i>	<i>Favia</i>
+(<i>Danafungia</i>)	<i>Favites</i>
<i>Echinopora</i>	+(<i>Fungia</i>)
+ <i>Echinophyllia</i>	(<i>Pleuractis</i>)
+ <i>Goniastrea</i>	(<i>Verrillofungia</i>)
<i>Halomitra</i>	+ <i>Leptoria</i>
+ <i>Herpolitha</i>	<i>Leptoseris</i>
<i>Hydnophora</i>	+ <i>Pachyseris</i>
<i>Leptastrea</i>	<i>Parahalomitra</i>
<i>Lobophyllia</i>	++ <i>Plesiastrea</i>
<i>Millepora</i>	+(<i>Pseudocolumnastraea</i>)
<i>Montipora</i>	+ <i>Plerogyra</i>
<i>Pavona</i>	+(<i>Plesioseris</i>)
<i>Platygyra</i>	+(<i>Stephanaria</i>)
<i>Pocillopora</i>	++(<i>Synaraea</i>)
+ <i>Podabacia</i>	<i>Turbinaria</i>
<i>Porites</i>	
<i>Psammocora</i>	

++Recorded from McKean only (Dana, 1975).

+Recorded from Canton only (Wells, unpublished; this report).

The most likely causes of the lower diversity at McKean Atoll are geographic isolation and limitation both in amount and diversity of habitat. McKean is isolated from other islands of the Phoenix group. In addition, McKean is smaller than Canton and lacks a lagoon. Thus, potential coral colonizers may reach McKean in fewer numbers from nearby islands and would find proportionally fewer habitats in which to reside. Of the abundant species of Canton which are also present on McKean, only about half are also abundant at McKean. This further indicates potentially divergent colonization, extinction, and developmental patterns for coral communities on the two atolls. Dana (personal communication) also indicated that the sampling effort at McKean was only about one-third that of Canton. This may have, in part, contributed to the smaller number of recorded species from McKean.

Comparison of the Coral Faunas of the Phoenix and Other Central Pacific Island Groups

The Phoenix Islands are relatively isolated from other island groups in the Central Pacific, several of which have been well sampled for reef corals. Canton Atoll is the northernmost of the eight Phoenix Islands; the island group covers a 300 × 500 km section in the central equatorial Pacific (Frontispiece). Enderbury, the nearest atoll to Canton, is located about 75 km to the southwest. Howland and Baker atolls are outliers northwest of the Phoenix Islands. The Phoenix Islands lie approximately 1600 km southwest of the Line Islands, 3500 km southwest of Hawaii, 2500 km northwest of the Cook Islands and French Polynesia, 600 km north of the Tokelaus, 1200 km north of Samoa, 1000 km northeast of the Ellice Islands, 1200 km east-southeast of the Gilberts and 2200 km southeast of the Marshall Islands. There are also a number of isolated islands within 1500 km of Canton, including Swains, Nassau, Jarvis, and Danger Islands.

At least 85 species and 38 genera and subgenera of reef corals have now been reported from the Phoenix Islands, if our list is combined with those of Dana (1975) and Wells (unpublished). Recent studies in reef coral zoogeography are usually based on the distribution of genera and subgenera (Wells, 1954; Rosen, 1971; and other studies), because species may be inconsistently assigned.

Despite the augmented generic diversities for the Phoenix coral fauna, adequately sampled island groups to the northwest, west, and southwest show even higher generic diversities. For example, well over 50 genera and subgenera are now reported from the Marshall, Samoa, Fiji, and other groups (Wells, 1954; Stehli and Wells, 1971; and others). Although the Ellice Islands (including Funafuti Atoll and Rotuma Island) have only been superficially examined for corals (Gardiner, 1898; Whitelegge, 1898; and Finckh, 1904), at least six important genera (*Heliopora*, *Stylophora*, *Euphyllia*, *Symphyllia*, *Acanthastrea*, and *Oxypora*) present in that atoll group are apparently absent from the Phoenix Islands. Of special significance is the geological and ecological importance of the blue coral *Heliopora* at Funafuti (Finckh, 1904) and its absence from reefs in the Phoenix Islands.

Generic coral diversities are generally lower for island groups to the east of the Phoenix Islands. For example, only 14 genera and subgenera are present in Hawaii (Maragos, in press), and 35 have been reported in the Line Islands (Maragos, 1974). Generic diversities are still lower for island groups in the eastern Pacific (Stehli and Wells, 1971; Glynn *et al.*, 1972). These findings are consistent with the generally recognized trend, as discussed by Wells (1954) and others, of decreasing generic diversity from west to east across tropical oceans.

The studies of Stehli and Wells (1971) and Rosen (1971) provide convincing evidence for a positive correlation between seawater temperatures and generic diversities of corals. It seems safe to conclude that temperature conditions play an important role in controlling generic diversities on a broad oceanic scale, but may be less important at smaller distances, where differences in temperature conditions between adjacent island groups may not be significant. Other factors which may explain the greater diversities in the Western Pacific are the greater concentration of island groups (with a corresponding increase in the amount and diversity of habitat) and the predominant pattern of tropical ocean currents flowing from east to west (which would retain larvae in the western tropical Pacific or carry them westward).

Distributional Discontinuities of Some Genera

Although the total number of genera and subgenera generally decreases from west to east, the geographic distributions of particular genera are commonly discontinuous. Previous distributional discontinuities of reef corals were reported for certain coral genera among atolls of the Line Islands by Maragos (1974).

The Phoenix and Line Islands are relatively close to one another and exhibit similar generic diversities for corals, but the similarities are obscured because a number of the genera are not common to both regions. Future intensified field surveys may result in the discovery of some of the missing or rare genera but will not explain why some genera approach dominance at one locality, yet are insignificant at the other. For example, the genera *Stylophora*, *Plesiastrea*, and *Merulina* are very common at Fanning Atoll (Line Islands) but are not reported at Canton. Also, a dominant genus, *Astreopora*, at Fanning was only rarely observed at Canton. Conversely, the genera *Goniastrea*, *Halomitra*, and *Echinopora* are abundant on Canton but absent from Fanning.

It is of interest to note that some of these genera from one locality occupy habitats similar to those genera rare or absent at the other locality. Encrusting patches of *Merulina* were commonly noted growing in the shade under ledges in Fanning lagoon, while *Goniastrea* assumed a similar form in similar environments at Canton. Ramose colonies of *Stylophora* commonly occupy shallow lagoon reef flat habitats at Fanning, while finely ramose *Millepora* colonies dominate similar environments at Canton.

It is also interesting to note that an analogous form, ramose *Porites* (*P. compressa*), is generally the dominant form found in similar environments in Hawaii, a low diversity area; yet no species of ramose *Porites* has been reported from Canton or Fanning, which have much higher generic diversities. However, a ramose species of *Porites* (*P. andrewsi*) occurs commonly in Samoa, which lies adjacent to the Phoenix Islands to the south. Dr. David Stoddart

(personal communication) has also observed similar apparent distributional discontinuities of certain corals in his Pacific coral studies. He also remarked on the presence of the commonly distributed coral *Manicina areolata* in Honduras and Florida and its absence or scarcity nearby at Grand Cayman in the Atlantic. Stoddart has also pointed out that the anonymous review (later attributed to Henry Holland) of Darwin's (1842) book on coral reefs dealt in part with the problem of the presence or absence of coral reefs in certain ocean provinces.

The observed distributional discontinuities do not appear to be confined to corals of certain forms or taxonomic types. Otherwise, it could be concluded that these corals might show reduced larval dispersal potential and have colonized only some of the islands within specific coral ocean provinces.

Geographic isolation barriers, including large distances between adjacent islands, may inhibit the effective dispersal of many corals. Thus the sequence of species and genera that are successfully established over given time intervals may be determined by chance. If colonization rates are slow and incomplete for corals at certain isolated islands, then the process may be reflected as distributional discontinuities between these islands. If it is assumed that the colonization process has occurred continuously during the long tenure of scleractinian reef corals on Indo-Pacific reefs, then it would seem surprising that the discontinuities should still persist. Perhaps colonization and elimination of coral species and genera at specific islands are occurring simultaneously and at a sufficiently rapid rate to explain the observed distributional discontinuities.* Perhaps the colonization process cannot be assumed to have occurred without interruption over long geological time intervals and that periodic events, such as the ice ages, may have eliminated forms, requiring a renewal of the developmental colonization of coral communities at specific islands.

Sea level, temperature, and other factors associated with the late Pleistocene ice age may have resulted in the extinction of many coral genera and species at Canton so that recolonization may still be incomplete due to insufficient time. It is relevant to note that Smith and Jokiel (this report) postulate that the present Canton lagoon community reefs became established since the last glacial recession. Similarly, Ladd (1973) concluded that reefs above a 70-m depth on atolls in the Marshall Islands have developed since the last glacial recession. Newell (1972) also believed that some reefs have evolved since the last glacial recession. Thurber *et al.* (1965) remarked that "A hiatus in the development of coral between 6000 and 120,000 years ago on the Pacific

*MacArthur and Wilson (1967) have proposed in an elaborate theory that colonization and extinction of island organism species are innate processes of insular biogeography.

Atoll of Eniwetok implies that conditions did not permit coral growth during this period.” Furthermore, Goreau (1969) speculated that “Although the geologic record indicates reefs are among the oldest continually existing communities on earth, there is considerable evidence that the modern reefs are not stable and mature communities, but are undergoing successional changes typical of youthful assemblages.” These studies may support the contention that environmental conditions during glacial epochs may be disruptive enough to cause the local extinction of certain genera which may not reestablish themselves until favorable conditions return and persist long enough for coral planulae to reach and colonize the island reefs. Analysis of the paleontological histories of certain species of corals on specific reefs may help resolve the causes for the discontinuous distribution of corals.

Homogeneity of the Indian and Pacific Ocean Coral Faunas

Rosen (1971) recently classified Indo-Pacific reef coral genera and subgenera on the basis of the frequency of which they have been reported on islands in the Indian Ocean. Class I genera are those occurring in more than 50% of the observed localities; Class II genera are found at 25–50% of the localities; Class III genera are found at less than 25% of the localities. The Phoenix Islands are far removed from the Indian Ocean but are well within the Indo-Pacific Biogeographic Province, so it is of interest to apply this scheme to the genera reported in the Phoenix Islands in order to estimate the level of homogeneity between the two regions within the Province.

Of the 12 Class I genera listed by Rosen (*Acropora*, *Pocillopora*, *Porites*, *Favia*, *Favites*, *Montipora*, *Pavona*, *Galaxea*, *Platygyra*, *Fungia*, *Cycloseris*, and *Stylophora*), at least nine (75%) have been reported in the Phoenix Islands. Of the 25 Class II genera listed by Rosen, at least 20 (80%) have now been observed in the Phoenix Islands; Class II genera not reported are *Goniopora*, *Seriatopora*, *Alveopora*, *Acanthastrea*, and *Symphyllia*. Of the 40 class III genera listed by Rosen, only nine (23%) have been reported in the Phoenix Islands. The genera reported are *Plerogyra*, (*Synaraea*), (*Stephanaria*), *Podabacia*, *Echinophyllia*, *Halomitra*, *Parahalomitra*, *Agariciella*, and (*Pseudocolumnastraea*). The discovery of the stinging bubble coral, *Plerogyra*, at Canton is particularly significant, because its known geographic distribution has now been extended 1000 km northeastward. Thus, the majority of the genera found in the Phoenix Islands may be considered common (Class I, II) while the “missing” genera are predominantly rare types (Class III). It is of interest to note that several of the Class I and II genera not reported in the Phoenix Islands are present on adjacent island groups in the Central Pacific; some may eventually be reported after more extensive surveys in deep water are conducted at Canton and elsewhere.

These comparisons tend to substantiate Wells' (1954) and Rosen's (1971) claims that the reef coral fauna of the Indo-Pacific is relatively homogenous. Most of the widespread Indian Ocean genera were also reported at Canton, while most of the rarer Indian Ocean genera were absent. Thus the observed reduction of generic diversity of the Phoenix Islands compared to more western localities is principally the result of the suppression of genera with relatively restricted distributions. These genera may be prevented from colonizing areas further eastward because of temperature limitations, short duration of larval stages relative to dispersal times established by ocean currents, or other factors.

REFERENCES

- Anonymous (Henry Holland). 1847. Structure and distribution of coral reefs by Charles Darwin. 1842 (a book review). *Quarterly Review* **81**:492-500.
- Dana, T. F. 1975. Ecological aspects of hermatypic coral distributions in three different environments. Ph.D. Thesis, Univ. of California at San Diego.
- Darwin, C. 1842. The structure and distribution of coral reefs. Smith, Elder, Co., London, 214 pp. (Reprinted in 1962 by U. Calif. Press, Berkeley)
- Finckh, A. E. 1904. Biology of reef forming organisms at Funafuti Atoll, *in* The Atoll of Funafuti. Roy. Soc. Lond. Rep. Coral Reef Comm. Ser. **6**: 125-150.
- Gardiner, J. S. 1898. The coral reefs of Funafuti, Rotuma, and Fiji, together with some notes on the structure and formation of coral reefs in general. *Proc. Camb. Phil. Soc.* **9**:417-503.
- Glynn, P. W., R. H. Stewart, and J. E. McCosker. 1972. Pacific coral reefs of Panama: structure, distribution, and predators. *Geol. Rundschau* **61**: 483-519.
- Goreau, T. F. 1969. Post-Pleistocene urban renewal in coral reefs. *Micronesica* **5**:323-326.
- Hoffmeister, J. E. 1925. Some corals from American Samoa and the Fiji Islands. *Pap. Dept. Mar. Biol. Carnegie Inst. Wash.* **22**:1-90.
- Ladd, H. S. 1973. Bikini and Eniwetok Atolls, Marshall Islands. *In*: Biology and geology of coral reefs, v. 1. Geology 1. O. A. Jones and R. Endean (eds.). Academic Press, N. Y. and London. Pp. 93-112.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. Island biogeography. Academic Press, N. Y. 230 pp.
- Maragos, J. E. 1974. Reef corals of Fanning Island. *Pac. Sci.* **28**:247-255.
- . *In press*. Reef corals of the Hawaiian Islands (revised). *In*: Reef and shore fauna of Hawaii (L. Eldredge *et al.*, eds.), Bernice P. Bishop Museum Press.
- Newell, N. D. 1972. The evolution of reefs. *Scientific American* **226**:54-65.
- Pillai, V. C. G., and G. Scheer. 1973. Bemerkungen uber einige Riffkorallen von Samoa und Hawaii. *Zool. Jb. Syst. Bd.* **100**:466-476.
- Rosen, B. R. 1971. The distribution of reef coral genera in the Indian Ocean. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **28**:263-299.
- Stelhi, F.G., and J. W. Wells. 1971. Diversity and age pattern in hermatypic corals. *Syst. Zool.* **20**:115-126.
- Thurber, D. L., W. S. Broecker, R. L. Blanchard, and H. A. Potratz. 1965. Uranium series ages of a Pacific Atoll coral. *Science* **149**:55-58.
- Wells, J. W. 1954. Recent corals of the Marshall Islands. *U. S. Geol. Surv. Prof. Pap.* 260-I:385-486.
- Whitelegge, T. 1898. The Madreporaria of Funafuti. *Austral. Mus. Mem.* **3**, 6:347-368.

REEF CORALS OF CANTON ATOLL: II. LOCAL DISTRIBUTION

by

P. L. Jokiel

and

J. E. Maragos

ABSTRACT

Although undoubtedly of great importance as reef-formers, corals occupy only a few percent of the total bottom area at Canton Atoll. Distribution and abundance of the 77 reported species of reef corals at Canton appear to be controlled largely by biological interactions (that is, competition for space) at intermediate depths on the ocean reef slope and largely by physical factors (increased salinity, sedimentation, and turbidity; decreased water motion; and possibly available nutrients) in the lagoon. Coral coverage and number of species present in the lagoon decrease with increasing distance from the single passage where lagoon water exchanges with the open ocean.

Canton is geographically isolated from atolls having extensive lagoon systems. Furthermore, exchange of lagoon water with the open ocean is confined to one passage along the atoll rim. Consequently, the lagoon fauna lacks "exclusively lagoon" species of corals. Apparently the lagoon reefs have been colonized by a few of the abundant ocean-reef species.

Widespread Indo-Pacific species belonging to the genera *Pocillopora*, *Acropora*, *Montipora*, and *Millepora* account for much of the coral coverage. In addition, several species uncommon elsewhere (including *Hydnophora rigida* and *Halomitra philippinensis*) account for an unusually large portion of the total coverage in some habitats. An abundance of fungiid species (eight genera and subgenera) is one of the most striking and unusual features of the coral fauna, along with an extensive lagoon line reef system dominated by *Millepora*.

ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank D. T. O. Kam for computer and sediment analyses. S. V. Smith supplied invaluable advice and assistance in the field and during the write-up. This work was facilitated by considerable cooperation from the local residents at Canton, especially Col. R. Hines, Leo Johnson, and members of the Canton Diving Club. The survey would not have been possible without the cooperation of the other members of the expedition.

INTRODUCTION

The physiography of Canton Atoll, with its large enclosed lagoon water mass connected to the ocean by only one passage (Henderson *et al.*, this report), results in the formation of a strong environmental gradient ranging from the clear, turbulent open ocean to the calm, high-salinity, silt-laden waters of the back lagoon. The observed biogeochemical gradients in the water column (Smith and Jokiel, this report), gradients in fish fauna (Grovhog and Henderson, this report), gradients in micromollusk distribution (Kay, this report), as well as other biological gradients, are reflected (and to a large extent determined) by the coral fauna. The reef corals are very conspicuous members of this ecosystem, and they have played an important structural role in the formation and maintenance of the atoll as a persistent geological feature. The interaction of the coral species present at Canton (Maragos and Jokiel, this report) with the strong gradients of physical and chemical factors has resulted in a unique and previously undescribed coral community. The purpose of this study was to describe the diversity and abundance of living reef corals in various environments at Canton Atoll and to identify, insofar as possible, the factors controlling these distributions.

METHODS

The extensive area of the atoll (approximately 50 km²) made it necessary to employ qualitative sampling techniques to assess the overall distribution of corals, followed by detailed quantitative analysis of representative areas. Study locations are shown in Fig. 26.

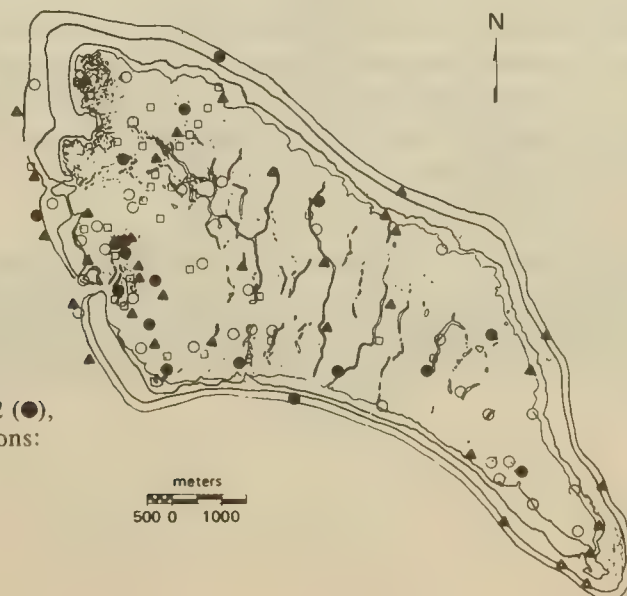


Figure 26. Coral survey stations. Qualitative inventory and specimen collections: June 1972 (●), Sept. 1973 (▲), Dec. 1973 (○). Transect locations: Sept. – Dec. 1973 (□).

Approximately 200 man-hours of field observations were devoted to the qualitative appraisal. This portion of the survey included making intensive scuba and snorkel dives throughout the lagoon and leeward ocean reefs, making observations from a glass-bottom boat, viewing the reefs with look-boxes from skiffs, making aerial observations from a low-flying helicopter, examining aerial photographs (recent to pre-World War II, on file at Bishop Museum), and consulting with members of the local Canton Diving Club. During the qualitative survey, notes were taken on the condition of the reefs. Also, samples of the various coral species encountered were collected for later taxonomic identification (Maragos and Jokiel, this report).

The quantitative survey was divided into two discrete studies: (1) an atoll-wide survey covering all types of reef environments and (2) a detailed study of structurally similar patch reefs in line with the main channel at various distances from the lagoon entrance. The atoll-wide survey was designed to include all the various reef environments; the more detailed study of patch reefs was intended to examine relationships between coral distribution and physical factors, exclusive of the complicating effects of differing reef morphology.

The atoll-wide survey was carried out by contiguous quadrat transects across representative reefs throughout the region. A 1-m² quadrat frame divided into 100 equal squares was laid on the bottom and used to estimate areal coverage by each species of coral to the nearest square decimeter (one-hundredth of a frame). The lower limit of measurement for the quadrat so used is 1 dm², or one subdivision of the frame. Corals occupying less than half of a grid square were not counted, but individual colonies were generally sufficiently large so that such a procedure apparently did not underestimate the area of significant species. If individual coral heads had been smaller, the technique could have been adapted to allow estimates of fractions of square decimeters. In general, each transect extended from the deeper limit of coral coverage on a reef structure to shallow water. The transect data were grouped into 135 samples, each consisting of five contiguous quadrats, for a total of 67,500 bits of information for later analysis.

Only subtidal areas of hard substrata (including rubble) suitable for coral colonization were sampled. Regions of sand and mud were practically devoid of corals and were not sampled. Estimates of percent coverage of lagoon bottom consisting of hard versus soft substratum were made using survey data, charts, and aerial photographs.

Field identification to species level for the common corals was not difficult except for members of the protean genus *Pocillopora*. As an operational necessity, the myriad species and varieties of *Pocillopora* were subdivided into two readily discernible groups: finely branched varieties (*Pocillopora damicornis*

and homeomorphs) and coarsely branched varieties (*Pocillopora meandrina* and homeomorphs). Septal structure cannot be discerned underwater, placing *Pocillopora eydouxi* into the *P. meandrina* group.

Many of the species and their intergrading growth forms in this genus seem to be present at Canton. Large areas of *Pocillopora* could not be identified underwater in a reasonable time and (even if successful) probably would have little biological meaning due to the present taxonomic confusion of the group. As pointed out by Vaughan (1907, 1918) and Crossland (1952), specimens of numerous species of this genus can be found forming an unbroken intergrading series which might represent growth forms of one or only a few true biological species. It was therefore difficult to justify any other field identification procedure. Only a few readily discernible species of *Acropora*, *Porites*, and *Montipora* were common at Canton, thus eliminating the potential taxonomic problems presented by these diverse genera and simplifying sampling problems.

During the course of the lagoon survey, it became apparent that a strong gradient in coral cover (from about 50% to 0% in 3 km) exists along the main ship channel. This area was therefore chosen for a more detailed study. Two ship navigation range markers were chosen for the alignment of eight transect stations that constituted the "range transect" (Fig. 27). Station 1 was located at the edge of the shallow reef flat on the northeastern lagoon side of the atoll rim. The other seven stations were located on patch reefs selected to be as similar to one another as possible in size and morphology, thus minimizing biological differences due to specific reef morphology. Most of these patch reef structures exhibit the basic shape of a truncated cone: steep sides and flat circular tops which are 10–20 m across and which reach to within 0.5 to 1.0 m of the surface at low tide.

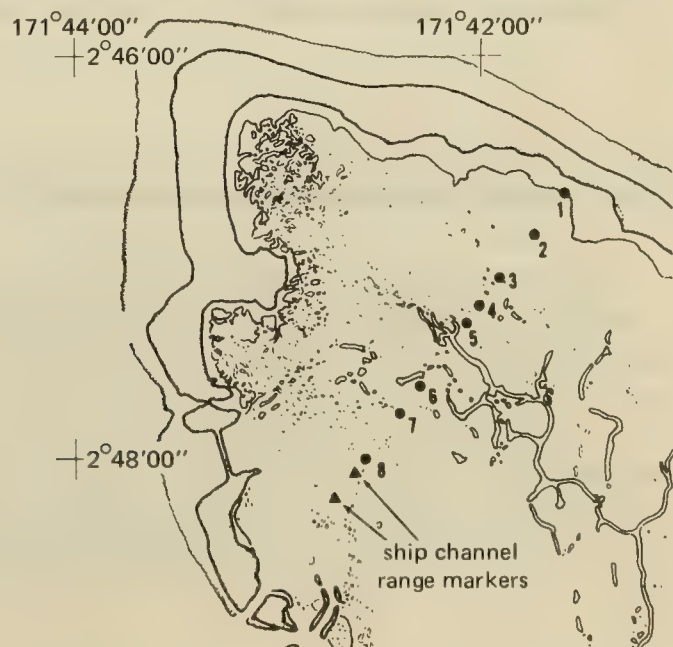


Figure 27. Coral, water chemistry and substratum stations along the range transect.

Sediment quantity and quality varied along the transect and appeared to be important environmental parameters. At each station, divers collected sediment samples from various depths for later analysis. Maximum depth of living coral coverage, coral genera present on the patch reef, and maximum depth of the surrounding area were also recorded. The patch reefs selected were small enough to allow sampling across virtually the entire extent of living coral (hard substrata) by a point-line method. Coral coverage was estimated by point-sampling along a 21-m line marked with lead weights at 0.5-m intervals. The lines were laid across the reef top and down the slope to the edge of the living coral zone. This process was repeated at least six times at each station (252 points), giving good spatial sampling of the entire patch reef.

Size analyses of the sediment were carried out according to standard settling techniques (Folk, 1974). Percent aragonite and percent magnesium in calcite were determined by x-ray diffraction by means of calibration curves from Smith (1970).

QUALITATIVE ANALYSIS

During qualitative appraisal of the atoll (Henderson *et al.*, this report), four major intergrading lagoon biotic provinces were recognized; the present analysis includes a fifth province, the leeward ocean reef in the vicinity of the pass (Frontispiece). This zonation scheme is based on the variety of information available, including assessment of the macrobiotic and physiochemical data. Our subjective impression of these zones with respect to corals is as follows:

Leeward Ocean Reef Zone (Western and Southwestern Margin of Atoll)

The leeward and windward ocean reef flats are devoid of coral, except for a few stunted colonies of *Millepora*, *Porites*, *Favia*, and *Pocillopora*, mostly near the reef margin. Areal coral coverage was judged to be less than 0.1% on the reef flats. By contrast, coverage along the reef slope is high (approximately 50%) to a depth of 30 m, below which depth the cover decreases. A large number of coral species were encountered along the slope; *Acropora formosa*, *Millepora platyphylla*, *Pocillopora* spp., *Porites* spp., *Favia stelligera*, *Halomitra philippinensis*, and *Montipora* spp. accounted for most of the cover. The physical environment in the region is apparently favorable for the development of a rich

coral fauna. Water clarity is high, water motion and circulation strong, sedimentation rate low; and suitable hard substratum is available for coral settlement.

Pass Zone

This zone consists of the lagoon area within 2 km of the inlet and is characterized by coral knolls, pinnacles, and patch reefs which rise from the relatively shallow (5–15 m) lagoon floor. Except during slack tide, the reefs near the pass are subjected to strong and reversing currents of up to several meters per second; the currents are generated by tidal exchange between the ocean and the enclosed lagoon. The floor of the main channel consists of current-scoured cobble and little living coral. Farther inside the pass, water motion prevents the buildup of fine sediments on available hard substrata, but not the accumulation of shifting sand on the lagoon floor. Many coral species are present; *Acropora formosa*, *Pocillopora* spp., *Hydnophora rigida*, and *Millepora platyphylla* account for most of the coral cover. One of the most striking aspects for the coral community is the abundance of Fungiidae, including four species of *Fungia* (mostly *Fungia* (*Verrillofungia*) *concinna*), *Herpolitha limax*, and *Halomitra philippinensis*. A specimen of the coral *Podabacia* has also been collected in this region of the lagoon (Wells, personal communication). Areas near the pass dredged 35 years before this survey (for example, the turning basin) have become recolonized by corals (mostly *Pocillopora*). By contrast, lagoon areas farther from the pass (the dredged sea-plane runways) do not show signs of recovery. The Pass Zone includes the two most beautiful and diverse lagoon reefs, known locally as Coral Gardens and Thornet Reef (Frontispiece).

Altered Zone

The northwest portion of the lagoon is an enigma. Although cluttered with reef structures, the area has little living coral. The demise of the coral is probably related to the relatively recent closing of the three northern passes approximately 35 years before this investigation (Henderson *et al.*, this report). Presently, water exchange in the region is sluggish. Deposits of fine calcareous sediment are apparently being generated but not removed, resulting in very turbid water and accumulations of calcareous mud on all surfaces. On shallow patch reefs, water motion induced by wind chop keeps some areas clear of sediment. In depths shallower than 1–2 m, there is a mixed community of sediment-tolerant species, including *Montipora verrucosa*, *Montipora tuberculosa*, *Acropora formosa*, *Pocillopora damicornis*, *Goniastrea pectinata*, *Favia speciosa*, and *Porites lutea*. In general, however, the area no longer appears suitable for coral reef development.

Line Reef Zone

Most of the central lagoon is characterized by linear reef formations dominated by highly branched *Millepora platyphylla*. On the line reefs, the *Millepora* fits Morton's (1974) growth form classification "*Millepora* 1." Corals are present only on the shallow crests of the reefs. Little or no coral is found below depths of 2–3 m. In the deeper water between the line reefs, the lack of water motion and the constant deposition of sediments apparently prevent coral colonization and growth. On the shallow reef flats, water motion is enhanced by small wind-driven waves and tide-induced currents which flow over the dam-like line reefs. This water motion probably promotes the development of fairly high coral coverage localized on the line reef shallows.

Back Lagoon Zone

The southeast portion of the lagoon and the intertidal flats along the north and south margins of the lagoon are typified by extensive deposits of carbonate mud and by a general lack of reef structures. Living corals are present but are quite rare; coverage is low (less than 0.1%). The coral fauna consists of heads of *Favia speciosa*, *Goniastrea pectinata*, *Porites lutea*, *Favia stelligera*, *Pocillopora damicornis*, and *Millepora platyphylla*.

One of the most conspicuous features of the lagoon coral community is that the maximum depth where living corals are found decreases with increasing distance from the pass. Near the pass, living coral can be found to the maximum depth of the lagoon. In the Line Reef, Altered, and Back Lagoon Zones coral growth is generally restricted to depths of less than 2–3 m.

QUANTITATIVE ANALYSIS

Atoll-Wide Survey

Similarity indices (I) were computed for all sample pairs by using a quantitative modification (Motyka *et al.*, 1950) of the Sørensen Similarity Index (Sørensen, 1948); this modification is described by the formula:

$$I = \frac{2M_W}{M_A + M_B} \quad (13)$$

where M_B is the sum of the smaller abundance values of each species encountered in the sample pair AB ; M_A is the sum of the abundance values of each species in sample A ; and M_B is the sum of the abundance values of each species in sample B .

The resulting similarity matrix is reduced (after the technique of McCammon, 1968; McCammon and Wenninger, 1970) to the dendrograph shown as Fig. 28. The distance between any two adjacent samples on the horizontal axis of the dendrograph is proportional to their dissimilarity. Similarity within groups or clusters is represented as distance along the vertical scale. Major clusters corresponding to four of the zones previously described are apparent and are indicated on the figure.

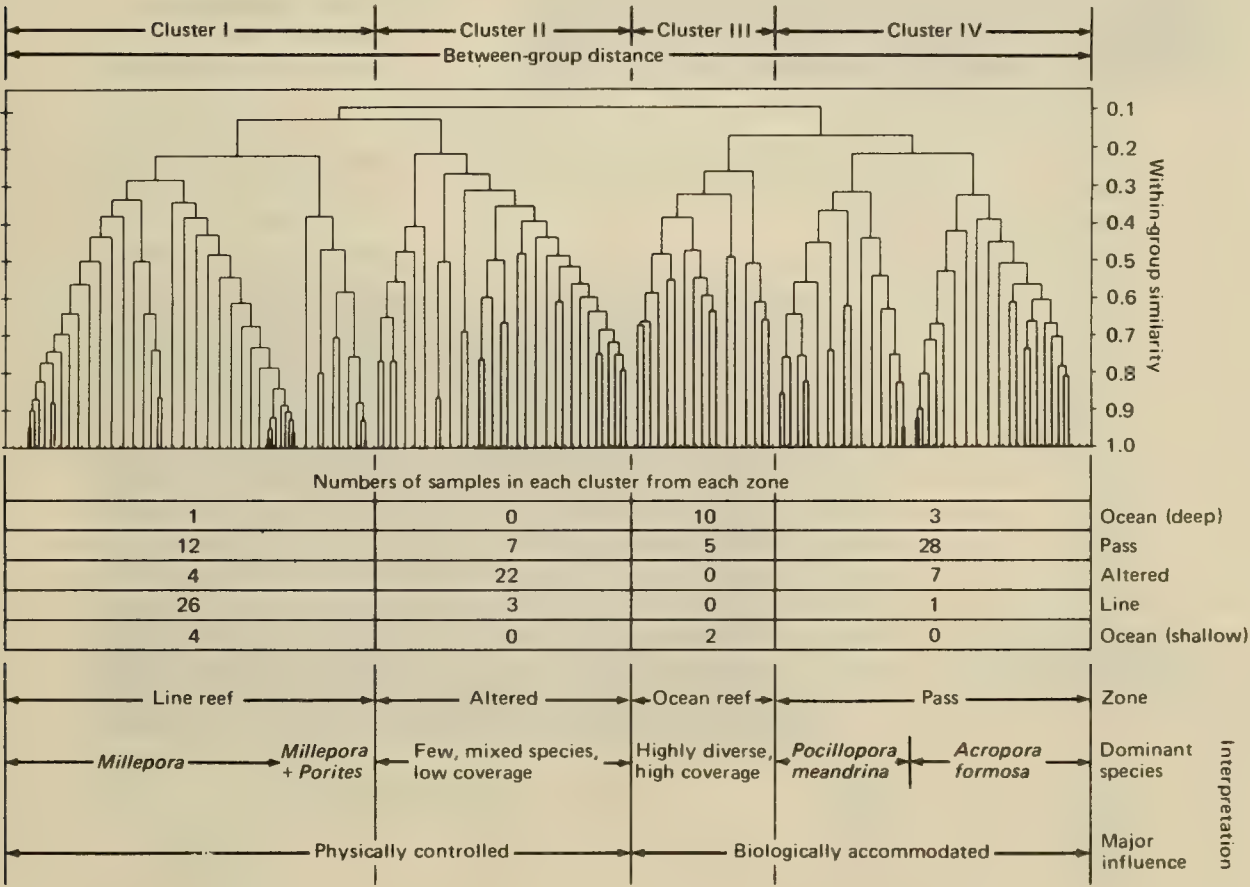


Figure 28. Dendrograph based on Sørensen's Similarity Indices computed for all sample pairs.

The number of coral species encountered per sample and the coverage by living coral are plotted in Fig. 29 and 30, respectively, against distance from the lagoon pass. Samples taken outside of the lagoon on the leeward ocean reef are assigned a distance of 0, because they represent an environment free from any lagoon effect and serve as the baseline for comparison with the lagoon.

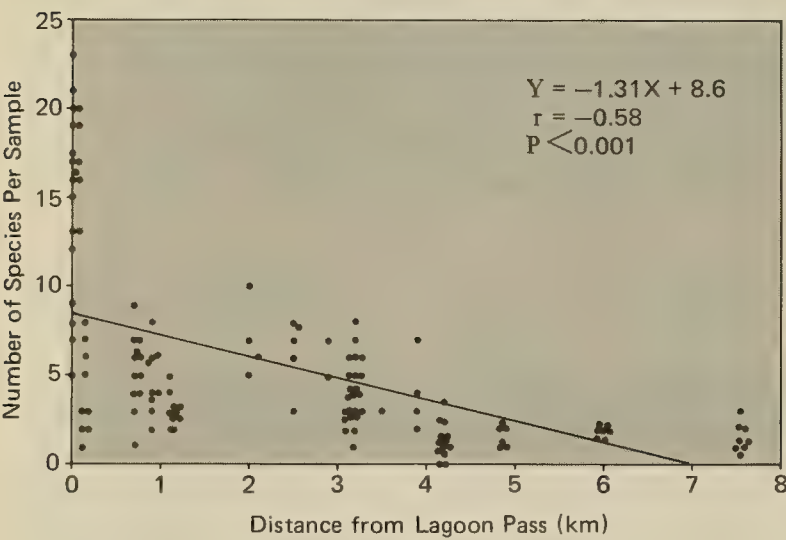


Figure 29. Relationship between number of coral species per sample and distance from pass for all ocean and lagoon samples.

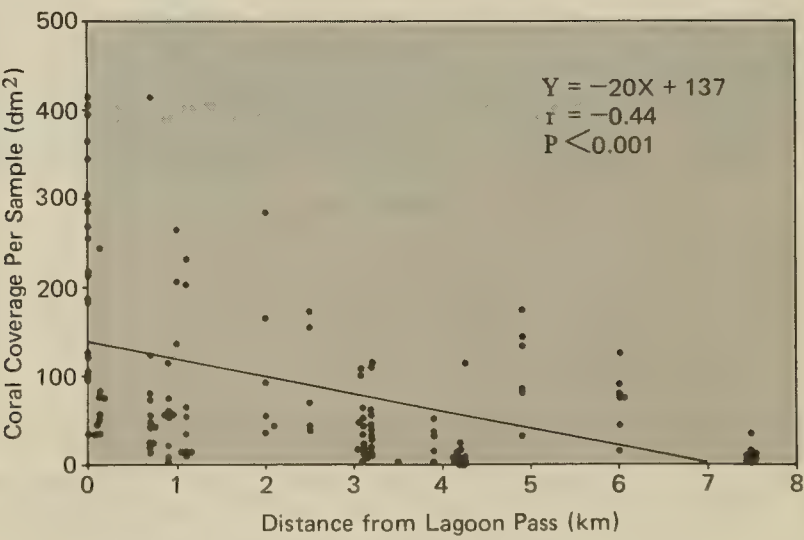


Figure 30. Relationship between coral coverage and distance from pass for all ocean and lagoon samples.

Results of the similarity analysis support the validity of the previously established qualitative zonation (Frontispiece) and justify the discussion of coral abundance according to zone. Percent cover and frequency of occurrence in each 5-m² sample from each zone are presented in Tables 10-14. Based on

Table 10. Ocean reef slope samples (20 stations).

	Species	Percent coverage	Frequency of occurrence
Abundant	<i>Pocillopora meandrina</i> and homeomorphs	5.8	0.85
	<i>Montipora verrilli</i>	4.8	0.70
	<i>Millepora platyphylla</i>	4.2	0.35
	<i>Halomitra philippinensis</i>	4.1	0.60
	<i>Favia stelligera</i>	4.1	0.85
	<i>Echinopora lamellosa</i>	3.7	0.80
	<i>Pavona varians</i>	3.0	0.90
	<i>Leptastrea purpurea</i>	2.8	0.75
	<i>Acropora formosa</i>	2.6	0.60
	<i>Porites lobata</i>	1.6	0.45
	<i>Hydnophora rigida</i>	1.2	0.40
	<i>Pavona clavus</i>	1.2	0.50
	<i>Platygyra sinensis</i>	0.8	0.55
	<i>Fungia (Fungia) fungites</i>	0.8	0.40
Common	<i>Hydnophora microconos</i>	0.6	0.40
	<i>Platygyra lamellina</i>	0.6	0.40
	<i>Favia pallida</i>	0.6	0.55
	<i>Fungia (Danafungia) valida</i>	0.5	0.25
	<i>Montipora socialis</i>	0.5	0.35
	<i>Psammocora contigua</i>	0.4	0.40
	<i>Leptoseris mycetoseroides</i>	0.4	0.35
	<i>Montipora tuberculosa</i>	0.4	0.15
	<i>Fungia (Pleuractis) paumotensis</i>	0.3	0.40
	<i>Goniastrea pectinata</i>	0.2	0.50
	<i>Parahalomitra robusta</i>	0.2	0.15
	<i>Herpolitha limax</i>	0.2	0.35
	<i>Acropora humilis</i>	0.2	0.10
	<i>Acropora reticulata</i>	0.2	0.15
	<i>Pavona gigantea</i>	0.1	0.20
	<i>Favites abdita</i>	0.1	0.15
	<i>Cyphastrea serailia</i>	0.1	0.10
	<i>Pavona (Pseudocolumnastraea) pollicata</i>	0.1	0.40
	<i>Porites lichen</i>	0.1	0.05
	<i>Agariciella ponderosa</i>	0.1	0.15
Rare	<i>Psammocora (Plesioseris) profundacella</i>	0.1	0.15
	<i>Lobophyllia costata</i>	0.04	0.15
	<i>Psammocora (Stephanaria) stellata</i>	0.02	0.10
	<i>Stylaster elegans</i>	0.02	0.05
	<i>Favites pentagona</i>	0.02	0.05
	<i>Favia speciosa</i>	0.02	0.05
	<i>Porites pukoensis</i>	0.02	0.05
	<i>Porites brighami</i>	0.001	0.05
	<i>Astreopora myriophthalma</i>	0.001	0.05
	<i>Acropora palifera</i>	0.001	0.05
	<i>Echinophyllia aspera</i>	0.001	0.05
	<i>Porites superfusa</i>	0.001	0.05

Table 11. Pass Zone samples (52 stations).

	Species	Percent coverage	Frequency of occurrence
Abundant	<i>Acropora formosa</i>	4.4	0.35
	<i>Pocillopora meandrina</i> and homeomorphs	3.7	0.56
	<i>Hydnophora rigida</i>	2.3	0.27
	<i>Millepora platyphylla</i>	1.1	0.27
Common	<i>Halomitra philippinensis</i>	0.8	0.40
	<i>Fungia (Verrillofungia) concinna</i>	0.7	0.44
	<i>Pocillopora damicornis</i> and homeomorphs	0.6	0.46
	<i>Echinopora lamellosa</i>	0.6	0.31
	<i>Montipora verrilli</i>	0.5	0.31
	<i>Pavona praetorta</i>	0.5	0.23
	<i>Montipora tuberculosa</i>	0.3	0.27
	<i>Goniastrea pectinata</i>	0.3	0.19
	<i>Favia speciosa</i>	0.2	0.23
	<i>Leptastrea purpurea</i>	0.1	0.11
	<i>Montipora verrucosa</i>	0.1	0.04
	<i>Acropora syringodes</i>	0.1	0.04
	<i>Favia stelligera</i>	0.1	0.10
	<i>Porites lutea</i>	0.1	0.02
	<i>Herpolitha limax</i>	0.1	0.08
Rare	<i>Pavona varians</i>	0.04	0.06
	<i>Cyphastrea serailia</i>	0.04	0.04
	<i>Pavona gigantea</i>	0.02	0.04
	<i>Agariciella ponderosa</i>	0.02	0.04
	<i>Hydnophora microconos</i>	0.02	0.04
	<i>Acropora reticulata</i>	0.02	0.02

Table 12. Altered Zone samples (33 stations).

	Species	Percent coverage	Frequency of occurrence
Abundant	<i>Montipora verrucosa</i>	1.4	0.39
	<i>Acropora formosa</i>	1.2	0.18
	<i>Goniastrea pectinata</i>	1.1	0.51
Common	<i>Pocillopora damicornis</i> and homeomorphs	0.7	0.55
	<i>Acropora conigera</i>	0.5	0.09
	<i>Favia speciosa</i>	0.5	0.51
	<i>Porites lutea</i>	0.3	0.12
	<i>Cyphastrea serailia</i>	0.2	0.27
	<i>Echinopora lamellosa</i>	0.1	0.39
	<i>Fungia (Verrillofungia) concinna</i>	0.1	0.21
Rare	<i>Favia stelligera</i>	0.04	0.06
	<i>Hydnophora rigida</i>	0.04	0.03
	<i>Montipora tuberculosa</i>	0.02	0.03
	<i>Halomitra philippinensis</i>	0.02	0.03

Table 13. Line Reef Zone samples (30 stations).

	Species	Percent coverage	Frequency of occurrence
Common	<i>Millepora platyphylla</i>	10.1	0.73
	<i>Porites lutea</i>	1.4	0.53
	<i>Goniastrea pectinata</i>	0.2	0.13
	<i>Favia speciosa</i>	0.1	0.17
Rare	<i>Favia stelligera</i>	0.04	0.03
	<i>Psammocora (Stephanaria) stellata</i>	0.01	0.07
	<i>Pocillopora damicornis</i> and homeomorphs	0.01	0.07
	<i>Montipora tuberculosa</i>	0.01	0.03
	<i>Cyphastrea serailia</i>	0.006	0.03
	<i>Montipora verrucosa</i>	0.006	0.03
	<i>Echinopora lamellosa</i>	0.006	0.03

Table 14. Very rare species.
(Collected at Canton Atoll but not found
in quantitative samples.)

<i>Acropora nasuta</i>
<i>Acropora polymorpha</i>
<i>Acropora surculosa</i>
<i>Acropora hyacinthus</i>
<i>Acropora cytherea</i>
<i>Acropora rotumana</i>
<i>Agariciella</i> sp.
<i>Coscinaraea columna</i>
<i>Distichopora violacea</i>
<i>Favia rotumana</i>
<i>Fungia (Pleuractis) scutaria</i>
<i>Leptastrea transversa</i>
<i>Leptoria phrygia</i>
<i>Leptoseris scabra</i>
<i>Pachyseris speciosa</i>
<i>Plerogyra sinuosa</i>
<i>Porites ceylon</i>
<i>Psammocora nierstraszi</i>
<i>Tubastraea coccinea</i>
<i>Turbinaria irregularis</i>

mean percent coverage of available hard substrata, corals are classified by powers of ten as “abundant” (greater than 1% coverage), “common” (0.1 to 1.0% coverage), or “rare” (less than 0.1% coverage). “Very rare” species (Table 14) are defined as species collected at Canton but not occurring in any quantitative sample.

Estimates of area and percent coral cover are summarized in Table 15. Areal estimates of the zones were calculated from maps and aerial photographs. Estimated percent coral coverage represents the mean of all samples taken in each particular zone. The standard errors of the means suggest that percent coverage on hard substrata has probably been estimated to well within 50% of its true value. The areal estimates for each zone were derived from the hydrographic chart of Canton and are probably more reliable than the percent cover estimate.

For the ocean reefs, most of the living reef coral was assumed to occupy a band 100 m wide, or extending from the edge of the reef flat to a depth of 40 m. Estimates given in Table 15 are probably well within a factor or two of the listed value.

Living coral coverage accounts for only 1 to 2% of the total lagoon floor. Less than 5% of the total bottom coverage (lagoon plus all ocean reefs to a depth of 40 m) is living coral. Although the ocean reef slopes occupy less than one-tenth of the lagoon area, they apparently account for 80% of the living coral on the atoll. This figure may be somewhat biased by ocean reef sampling being limited to the leeward side of the atoll.

Table 15. Estimated coral coverage on Canton Atoll.

Zone	Total substrata area (km ²)	Estimated percent coral coverage (mean plus or minus standard error)	Estimated total coral coverage (km ²)
Ocean			
Reef face (38.5 km circumference to depth of 40 m, sloping band 100 m wide)	3.9	47.0 (± 5.0)	1.80
Reef flat	7.2	0.1	0.007
Total ocean	11.1	16.0	1.81
Lagoon			
Reef flat	5.9	0.1	0.006
Altered Zone			
Hard substrata	1.0	6.4 (± 2.5)	0.064
Sand and mud	4.6	0	0
Line Reef Zone			
Hard substrata	1.0	11.9 (± 2.0)	0.119
Sand and mud	24.6	0	0
Back Lagoon Zone			
Hard substrata	0.1	0.1	0.0001
Sand and mud	5.1	0	0
Pass Zone			
Hard substrata	2.0	16.8 (± 2.3)	0.336
Sand and mud	5.3	0	0
Total lagoon	49.6	1.2	0.53
Total ocean + lagoon	60.7	3.9	2.3

Estimates of total areal coverage for each of the most important lagoon species are listed in Table 16. In the lagoon, *Acropora formosa*, *Millepora platyphylla*, *Pocillopora* spp., and *Hydnophora rigida* account for over 60% of the living coral cover; all are highly branched species which have a tissue surface many times their areal coverage. Another 20% is attributable to *Halomitra philippinensis*, *Fungia* (*Verrillofungia*) *concinna*, *Echinopora lamellosa*, *Porites lutea*, and *Goniastrea pectinata*.

Table 16. Total coverage by dominant lagoon corals.

Zone	Species	Total estimated areal coverage (km ²)
Pass	<i>Acropora formosa</i>	0.09
	<i>Pocillopora meandrina</i> and homeomorphs	0.07
	<i>Hydnophora rigida</i>	0.05
	<i>Millepora platyphylla</i>	0.02
	<i>Halomitra philippinensis</i>	0.02
	<i>Fungia</i> (<i>Verrillofungia</i>) <i>concinna</i>	0.01
	<i>Pocillopora damicornis</i> and homeomorphs	0.01
	<i>Echinopora lamellosa</i>	0.01
Altered	All other species	0.06
	<i>Montipora verrucosa</i>	0.01
	<i>Acropora formosa</i>	0.01
	<i>Goniastrea pectinata</i>	0.01
	All other species	0.03
Line Reef	<i>Millepora platyphylla</i>	0.10
	<i>Porites lutea</i>	0.01
	All other species	0.01
Back	None	—

NOTE:
Dominant is defined as corals covering at least 0.01 km².
Lagoon area is approximately 50 km².

The Shannon-Weaver diversity index (Shannon and Weaver, 1948) was calculated from coverage data for each sample by using the formula

$$H_C = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

where P_i is the proportion of total area coverage of species i ($i = 1, 2, \dots s$). Diversity is plotted against distance from the pass in Fig. 31.

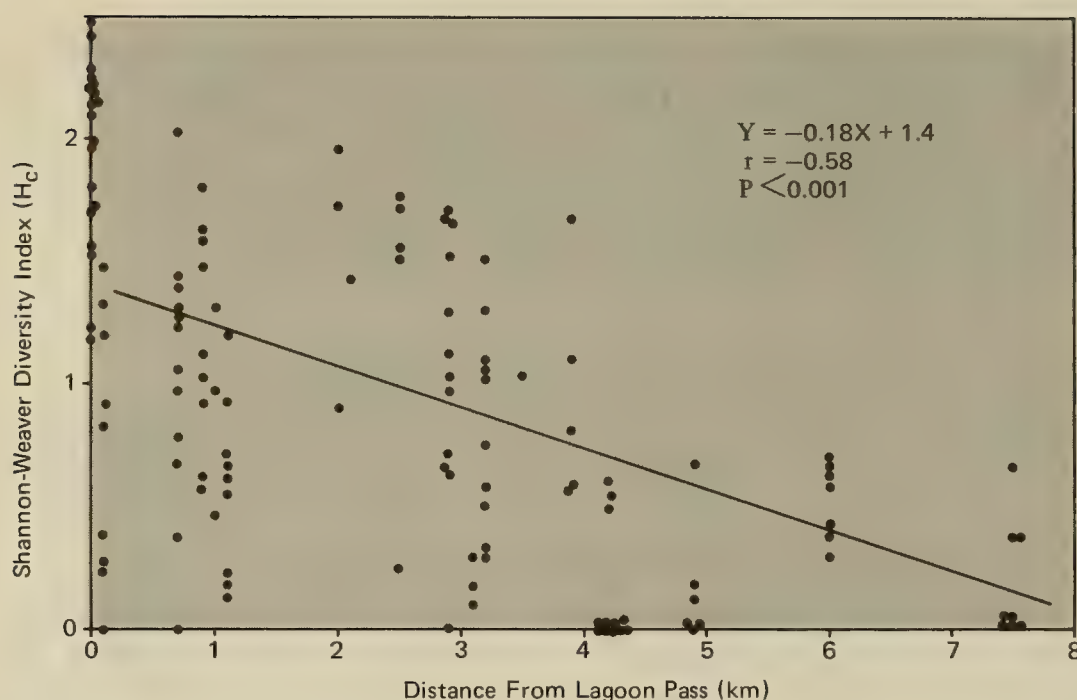


Figure 31. Relationship between Shannon-Weaver diversity index and distance from the pass.

Range Transect

The range transect demonstrates along a single, well-defined axis the general trends observed in the atoll-wide survey. Data on coral coverage, substratum type, and water chemistry are presented in Tables 17 through 19 and Fig. 32. The condition of the coral reefs deteriorates with distance from the lagoon pass. Coral coverage on suitable hard substratum (living coral zone), as well as number of coral genera present, diminishes with distance from the pass (Table 17). This decrease in total coral coverage with distance is even more pronounced than is immediately suggested by Fig. 32, because the amount of available hard substratum suitable for coral growth also diminishes with distance from the pass. All water chemistry parameters undergo obvious changes, and these may indicate increasingly unfavorable conditions for coral growth (Table 19). Inorganic plant nutrients (especially nitrate and phosphate) and specific alkalinity decrease, while salinity increases.

Sediments become progressively finer with both distance from the pass and water depth (Fig. 32 and Table 18). Two mechanisms of sediment dispersal control this pattern: tidal currents and wind-induced waves. Sediment suspension and removal is effected by tidal currents that are greatest near the pass and diminish with increasing distance from this region. Wind-induced waves exert their maximum influence at the sea surface, sweeping fine sediments from the shallow areas into deeper water.

Analysis of the chemical composition of the sediments (Tables 18 and 19) demonstrates that 80–90% of the sedimentary material is aragonite; most of this probably derived from coral skeletons, because other common aragonitic organisms (for example, mollusks and green algae) did not appear sufficiently common to account for a significant amount of this material.

Table 17. Coral and substrata along range transect.

Station	Distance from Lagoon Pass (km)	Number of coral genera encountered	% Coverage living coral on hard substrata	Maximum depth (m)	Lower limit of living coral (m)	<i>Acropora</i>	<i>Cyphastrea</i>	<i>Echinopora</i>	<i>Echinophyllia</i>	<i>Favia</i>	<i>Fungia</i>	<i>Goniastrea</i>	<i>Halomitra</i>	<i>Herpolitha</i>	<i>Hydnophora</i>	<i>Leptastrea</i>	<i>Leptoseris</i>	<i>Lobophyllia</i>	<i>Millepora</i>	<i>Montipora</i>	<i>Pavona</i>	<i>Platygyra</i>	<i>Pocillopora</i>	<i>Porites</i>
1	4.7	0	0	5	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	4.3	3	1	5	1	—	X	—	—	X	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	X	—
3	3.8	8	23.0	5	1.5	X	—	X	—	X	X	X	—	—	—	—	—	—	X	—	—	—	X	X
4	3.6	12	29.6	5	2	X	X	X	—	X	X	X	X	—	—	—	—	—	X	X	—	X	X	X
5	3.3	9	29.7	5	2	X	X	X	—	X	X	X	—	—	—	—	—	—	—	X	—	—	X	X
6	2.9	12	43.2	5	2.5	X	X	X	—	X	X	X	X	—	—	—	—	—	X	X	—	X	X	X
7	2.2	13	34.6	10	10	X	X	X	—	X	X	X	X	—	X	—	—	—	—	X	X	X	X	X
8	1.5	19	48.6	10	10	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Table 18. Sediment composition along range transect.

Station	Distance from Lagoon Pass (km)	Sediment median grain size (mm)			% Aragonite depth (m)			% Mg substitution for Ca in calcite fraction		
		1	3–5	10	1	3–5	10	1	3–5	10
1	4.7	0.111	0.037	—	72	70	—	13	12	—
2	4.3	0.146	0.070	—	88	76	—	13	13	—
3	3.8	0.152	0.137	—	88	89	—	16	16	—
4	3.4	*	0.162	—	*	84	—	*	15	—
5	3.3	*	0.164	—	*	83	—	*	13	—
6	2.9	*	0.283	—	*	93	—	*	16	—
7	2.2	*	0.278	0.322	*	85	61	*	13	9
8	1.5	*	*	*	*	76	77	*	13	11

*Hard substrata (rubble and cemented reef rock).

Table 19. Water quality along range transect.
(From smoothed water quality distribution
maps in Smith and Jokiel, this report)

Station	Distance from Lagoon Pass (km)	Salinity (‰)	Specific Alkalinity	NO ₃ -N (µg at/liter)	NH ₃ -N (µg at/liter)	PO ₄ -P (µg at/liter)
1	4.7	37.7	0.116	0.6	0.72	0.12
2	4.3	37.7	0.116	0.7	0.60	0.13
3	3.8	37.7	0.118	0.8	0.48	0.14
4	3.4	37.2	0.119	0.9	0.36	0.15
5	3.3	37.0	0.120	1.0	0.36	0.15
6	2.9	37.0	0.120	1.1	0.34	0.23
7	2.2	36.5	0.123	1.3	0.40	0.35
8	1.5	36.0	0.124	2.0	0.50	0.48

DISCUSSION

Similarity Analysis and Dendrograph

The dendrograph produced from Sørensen Similarity Indices (Fig. 28) has four clusters which correspond to the zones identified during the qualitative survey (Frontispiece). Cluster I consists mainly of samples from the Line Reef Zone, along with a few samples from shallow locations in other zones. Samples in this cluster are characterized by high coverage of *Millepora* and represent physically harsh environments with high water motion and extreme levels of solar radiation. Many of the samples are from areas exposed during low tide and subjected to altered salinity or elevated temperature or both. Cluster I may be subdivided into two subclusters: the smaller subcluster represents a mixed *Millepora-Porites* association found in the Line Reef Zone, near the back lagoon; the larger cluster consists of samples dominated by *Millepora* alone. Most of the shallow samples (depth less than 6 m) from the Leeward Ocean Reef Zone are in Cluster I.

Cluster II consists almost entirely of samples from the Altered Zone. These samples are characterized by low coverage with various species of sediment-resistant corals, none of which is clearly dominant.

Cluster III consists almost entirely of samples from the Leeward Ocean Reef Zone, but the cluster also includes a few of the richest Pass Zone samples from Coral Gardens. All samples in this group are characterized by high coverage and high diversity.

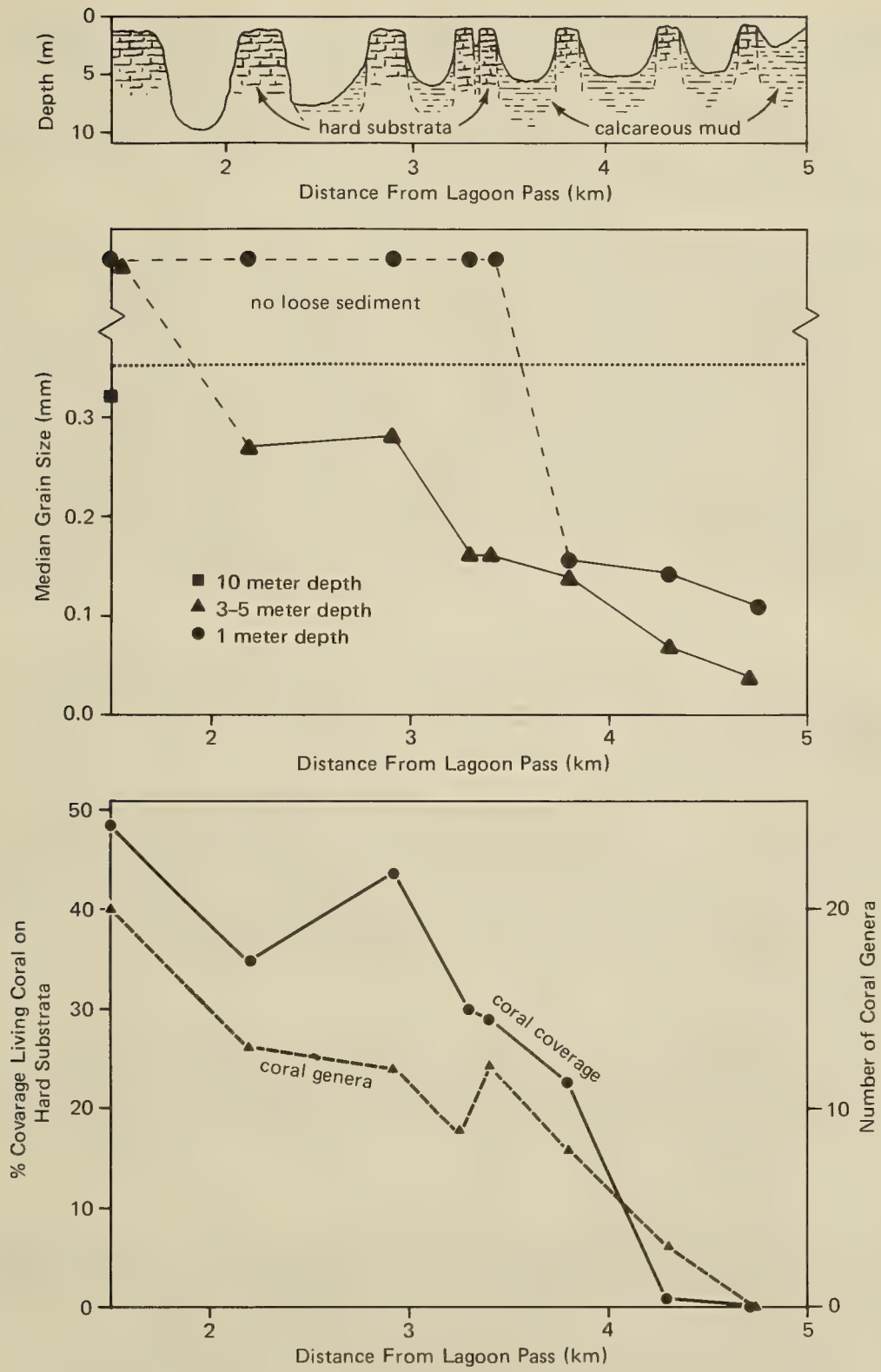


Figure 32. Relationship between various parameters along range transect.

Cluster IV consists of Pass Zone samples, along with a few of the Leeward Ocean Reef Zone samples with low coverage and a few of the Altered Zone and Line Reef Zone samples with unusually high coverage. This cluster is clearly divided into two smaller subclusters: one consists of samples generally near the pass and dominated by *Pocillopora meandrina*, and the second contains samples collected farther from the pass and dominated by *Acropora formosa*.

The coarsest subdivision of the dendrograph separates Clusters I and II from III and IV. This division can be viewed as reflecting two classes of processes controlling community structure: what Sanders (1968) has termed physical control and biological accommodation. Samples from the deeper part of the Leeward Ocean Reef Zone and the Pass Zone (Clusters III and IV) represent a benign environment where biological interactions influence community structure more strongly than physical conditions. Clusters I and II consist of samples from the physiologically rigorous high-salinity, high-sediment areas (Line Reef Zone, Altered Zone, Back Lagoon Zone) or from the shallow Leeward Ocean Reef Zone, which is subjected to high wave energy. Physical control exerts a major influence on coral community structure in these areas of the atoll.

Relationship Between Coral Coverage, Number of Species, and Distance From Pass

Number of species per sample shows a negative correlation with distance from pass (Fig. 29), as does coral coverage per sample (Fig. 30). The lagoon water exchanges with open ocean water at a single location on the atoll rim, and there are strong chemical gradients in water composition away from the optimal conditions for coral growth found on the ocean reefs (Smith and Jokiel, this report).

The range transect (Fig. 32, Tables 17–19) also shows this relationship. The amount of sediment increases with the distance from the pass, while nutrient concentrations (total nitrogen and phosphate) decrease. Water motion decreases, as reflected by diminished grain size in the surface sediments (Heezen and Hollister, 1964).

The decrease in the number of species present and in the total coverage could be due to isolation from the major coral biomass of the ocean reefs. The majority of coral planula larvae apparently spend only a few days in the plankton before settling (reviewed in Connell, 1973). The residence time of water in the back lagoon is nearly 100 days (Smith and Jokiel, this report). Therefore, planulae produced in the rich ocean reefs probably are not able to colonize the back lagoon directly.

Isolation by itself, however, does not fully explain the observed decrease in coverage and number of species. Planulae produced in the Pass Zone and Ocean Reef Zone are carried several hundred meters into the lagoon on an incoming tide, where they can settle and grow into new colonies. Within several generations all species could colonize the entire lagoon if the environment there were suitable. Planulae produced by colonies so established would be retained in the lagoon rather than being swept away as on ocean reefs. The biomass of plankton in the lagoon of Bikini Atoll is several times higher than on ocean reefs, at least partially because of such retention (Johnson, 1954). Significant retention probably also occurs in the Canton lagoon, because much of the organic carbon production remains in the lagoon (Smith and Jokiel, this report). Retention of planula larvae in the lagoon should enhance the recruitment of corals and lead to a high standing crop of all species if conditions in the lagoon were otherwise suitable. Finally, it is implicit in the isolation argument that the production rate of planulae decreases with distance from the pass. Reduced reproductive potential would itself be an indication of an unsuitable environment, and that reduction is a factor in addition to simple isolation.

On the leeward ocean reef, the number of species per sample correlates positively with total coverage ($r=+0.64$, significant at $P<0.01$). No significant correlation occurs between the number of species and coverage for samples from more rigorous lagoon environments. A basic difference must therefore exist between factors controlling the two communities. As previously discussed, the major influences upon the lagoon coral community appear to be physical, manifested as a negative correlation between distance from the pass and both coverage and number of species. The logical interpretation for the positive correlation between coverage and number of species per sample on the ocean reefs is that such ocean reef communities are biologically accommodated. If this interpretation is correct, the correlation should be improved by deleting the shallow (less than 6 m) samples from the analysis, because the similarity dendrograph suggests that these samples are physically controlled (scouring by intensive wave activity). Indeed, when these samples are deleted, the correlation is somewhat improved (from $r=+0.64$ to $r=+0.82$); however, this improvement is not statistically significant.

A significant positive correlation between coverage and number of species probably reflects the benign nature of the deeper ocean reef environment, in turn leading to the development of a diverse fauna. Biological interactions such as competition, predation, and parasitism shape community structure and promote the coexistence of several species. The ultimate limiting factor probably is the lack of suitable substrata. The primary physical factor controlling substrata (and hence coverage and species diversity) appears to be the breaking of large waves, especially the infrequent storm waves, against the reef. Local residents informed us that such storms generally approach the atoll from

the west. Large dikes have been built along the western shoreline to prevent wave damage to the western (populated) portion of the atoll. Large storm waves can remove living corals and redistribute unconsolidated material on the reef, thereby producing the observed community structure. Maragos (1974a,b) reached similar conclusions about wave control of coral communities at Fanning Atoll.

Outcrops of well-lithified reef rock are more stable with respect to wave activity than is loose debris. These outcrops thus develop a high-diversity, high-coverage "climax" community. Generally, areas of reef rock outcrops have a much steeper slope than adjacent rubble areas. Unconsolidated rubble is unable to hold an angle of repose steeper than about 30 degrees in calm water and probably a much lower angle under storm conditions. Undoubtedly material shifts downslope during periods of high waves. Although nearly all substrata on the ocean reef appear suitable for coral colonization, the materials differ widely in degree of stability and frequency of disruption.

The dendrograph further suggests that the Leeward Ocean Reef Zone and Pass Zone could be combined on the basis of the major factor controlling community structure (that is, biological accommodation), while the Line Reef Zone and Altered Zone could be combined on the basis of physical control. Combining all samples from the Leeward Ocean Reef Zone with all samples taken in the Pass Zone produces a positive correlation ($r = +0.65$, $P < 0.001$) between the number of species present per sample and the distance from the pass. These correlations suggest that both biological and physical controls on the community are operating in the Leeward Ocean Reef and Pass Zones. By contrast, combining all stations from the Line Reef Zone with those from the Altered Zone produces no significant correlation between coverage and number of species present per sample, but does produce a negative correlation ($r = -0.48$, $P < 0.001$) between coverage and distance from pass. This pattern of correlations probably indicates physical control of the coral communities in these provinces. Species unsuited to the increasingly harsh conditions are eliminated.

Coral Coverage, Shannon-Weaver Diversity Index, and Distance From Pass

The Shannon-Weaver diversity index for all ocean stations correlates positively with total coverage ($r = +0.46$, significant at $P < 0.05$), as does diversity of the 14 deep (greater than 6 m) ocean stations ($r = +0.50$, $P < 0.05$). Lagoon stations show no correlation between diversity and coverage ($r = +0.05$, P not significant), but show a negative correlation ($r = -0.43$, significant at $P < 0.001$) between diversity and distance from the pass. As mentioned previously, the dendrograph of similarity indices suggests that Leeward Ocean Reef Zone stations and Pass Zone stations cluster together (biological accommodation) and

that Altered Zone and Line Reef Zone stations from a second cluster (physical control). Diversity for all Leeward Ocean Reef Zone stations combined with all Pass Zone stations correlates positively with total coverage ($r = +0.35$, significant at $P < 0.001$). This relationship does not hold for the remaining Line Reef and Altered Zone stations ($r = +0.14$, P not significant). For these stations, diversity correlates negatively with distance from pass ($r = -0.41$, $P < 0.001$) and probably reflects physical control with increasingly harsh environmental conditions.

Origin of the Lagoon Fauna

The windward ocean reefs were not sampled, but the data in Table 10 are representative of at least the leeward reefs. The most important lagoon species (Table 16) also are among the most important leeward ocean reef corals; the differences apparently result from the decrease in the number of species with the increased distance from the pass. The faunal similarity between ocean and lagoon presents a striking contrast to the Marshall and Line Islands, where dominant lagoon species differ from the dominant ocean reef species; some species are even considered to be exclusive lagoon types (Wells, 1954; Maragos, 1974b). Possibly this difference occurs because several atolls of these island groups have relatively large, open lagoons which favor the recruitment and development of distinctive lagoon coral populations. Atolls in the Phoenix Island group generally lack lagoons or have restricted exchange with the open ocean. Consequently, the Canton lagoon coral fauna probably has been derived almost entirely from the available ocean reef species.

CONCLUSIONS

The various biogeochemical gradients and processes controlling community function and structure at Canton are described by Smith and Jokiel (this report). It is apparent that poor circulation results in an increasingly isolated and physically harsh environment in the lagoon with increasing distance from the pass. As pointed out by Wells (1954), local coral distribution has long been known to be controlled primarily by light and water motion. On the ocean reefs breaking waves limit coral development in the shallows. At intermediate depths, good light penetration and vigor of circulation due to wave action result in a diverse, high-coverage coral reef community. The maximum depth to which good coral reefs can exist along the ocean margin is ultimately limited by the penetration of light and by the depth to which wave action produces sufficient water circulation.

In the shallow lagoon at Canton, light probably does not severely limit the maximum depth of coral development. The strongest environmental gradients (salinity, nutrients, tidal current, sediment) exist in the horizontal plane, and result in differences in biotic composition between the pass and back lagoon. Wind chop produces a strong vertical water motion gradient which enhances the growth of corals in the shallows. Throughout most of the lagoon (Line Reef Zone, Altered Zone, Back Lagoon Zone) living coral is rare below a depth of 2 m, even though water chemistry is uniform with depth.

REFERENCES

- Connell, J. H. 1973. Population ecology of reef-building corals, pp. 205–246, *in*: Biology and geology of coral reefs, Vol. II: Biology 1. Edited by O. A. Jones and R. Endean, Academic Press, New York and London.
- Crossland, C. 1952. Madreporaria, Hydrocorallinae, *Heliopora*, and *Tubipora*, *in*: Great Barrier Reef expedition. VI: 86–257. British Museum (Natural History).
- Folk, R. L. 1974. Petrology of sedimentary rocks. Hemphill Pub. Co. Austin, Texas. 182 pp.
- Heezen, B. C., and C. Hollister. 1964. Deep-sea current evidence from abyssal sediments. *Marine Geol.* 1:141–174.
- Johnson, M. W. 1954. Plankton of northern Marshall Islands. U. S. Geol. Survey prof. paper 260-F, 301–314.
- Maragos, J. E. 1974a. Reef corals of Fanning Island. *Pac. Sci.* 28:247–255.
- . 1974b. Coral communities on a seaward reef slope, Fanning Island. *Pac. Sci.* 28:257–278.
- McCammon, R. B. 1968. The dendrograph: a new tool for correlation. *Geol. Soc. of America Bull.* 79:1663–1670.
- McCammon, R. B., and G. Wenninger. 1970. The dendrograph. State Geological Survey, University of Kansas, Lawrence, Computer Contribution 48. 28 pp.
- Morton, J. 1974. The coral reefs of the British Solomon Islands: A comparative study of their composition and ecology. *Proc. Second Int. Coral Reef Symp.* 1:31–54. (Great Barrier Reef Committee, Brisbane)
- Motkya, J., B. Dobrzanski, and S. Zawadski. 1950. Wstepne badania nad lakami poludniowo-wschodniej Lubelszczyzny (Preliminary studies on meadows in the southeast of the province Lubin. Summary in English). *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, Sec. E.* 5:367–447.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, 102:243–282.
- Shannon, C. E., and W. Weaver. 1948. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press. Urbana, Illinois. 117 pp.
- Smith, S. V. 1970. Calcium carbonate budget of the Southern California continental borderland. *Haw. Inst. Geophys. Rept.* 70-11. 174 pp.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Det Kong. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skr.* (Copenhagen) 5:1–34.
- Vaughan, T. W. 1907. Recent Madreporaria of the Hawaiian Islands and Laysan. *U. S. Nat. Mus. Bull.* no. 59. 427 pp.
- . 1918. Temperature of the Florida coral-reef tract. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 213:321–339.
- Wells, J. W. 1954. Recent corals of the Marshall Islands, Bikini, and nearby atolls. Part 2, Oceanography (Biologic). U. S. Geol. Survey prof. paper 260-I: 385–486.

DISTRIBUTION OF INSHORE FISHES AT CANTON ATOLL

by

J. G. Grovhoug

and

R. S. Henderson

ABSTRACT

Inshore fishes at Canton were surveyed by visual sampling during a 2-week period in November and December 1973. Data from this survey expand the cumulative checklist for Canton Atoll fish species to 264 species from 50 families. The distribution of inshore fishes was analyzed from transect data, and 20 species were selected for representative distributional display. Several representative patterns of fish distribution emerge. Fish abundance (both individuals and species) is highest immediately outside and in the pass region. In the lagoon, abundance decreases with increasing distance from the pass.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful for diving locker support from members of the Canton Diving Club and to Ed Bennett, who provided boat maintenance throughout the survey. Special thanks are given to Chuck Peterson, NUC photographer, who freely contributed his time not only to provide complete photographic documentation of the survey, but also to perform a variety of additional supportive tasks. Dr. John E. Randall of the B. P. Bishop Museum, Honolulu, provided assistance in the taxonomic identification of certain fishes. Other members of the general survey team graciously assisted Inshore Fish Survey efforts.

INTRODUCTION

There have been few studies describing the fish fauna of the Phoenix Islands. Schultz (1943) collected 208 species of fishes belonging to 45 families from Canton, Hull, and Enderbury Atolls during the 1939 expedition of the USS Bushnell. Most of that sampling was accomplished by seining and rotenone poisoning; consequently those collections were heavily weighted with species which are members of bottom-dwelling, inconspicuous (cryptic or nocturnal) groups, such as gobies, blennies, and ophichthid eels. Halstead and Bunker (1954) conducted toxicity tests on more than 93 species of fishes (identifications for scarids and labrids were incomplete) from Canton, Enderbury, Hull, and Sydney Atolls from December 1950 through April 1951. Fishes were collected for that study by hook and line, beach seine, spear, throw net, dip net, and rotenone poisoning.

The above studies provide useful general background information; however, these studies do not present quantitative distributional data. Distributional data for other coral atolls have recently been gathered by various visual transect methods. Fishes are often collected for identification and analyzed for specific food preferences when possible. Chave and Eckert (1974) conducted such a study at Fanning Atoll and discuss fish distributions in terms of seven general habitat types. Losey (1973) undertook a similar study at Kwajalein Atoll. Jones and Larson (1972) have conducted transecting studies around Guam and other Micronesian islands.

The purposes of this study are to expand the species list from Canton Atoll and to examine fish distribution within and immediately outside the atoll lagoon. Some explanations for observed distributional patterns are included.

METHODS

During the inshore fish survey, two visual methods of assessing fish species distribution and abundance were used. In areas having high fish diversity and abundance, a weighted 30-m transect line was laid across the bottom; for locations having varied relief and substrata (such as patch reefs or along an outer reef shelf), the transect line was oriented so that it crossed a representative variety of habitats. Biologists with scuba gear swam along either side of the transect line, recorded numbers of individuals, and estimated average

lengths (standard lengths, in centimeters) for all observable species. Figure 33 illustrates this transecting procedure. Each biologist counted fishes within an approximately 2-m-wide by 3-m-high corridor adjacent to his side of the line. Counts by the two divers were combined (see the Appendix). The area sampled along each transect was approximately 120 m^2 ; water volume was about 360 m^3 . Use of such a small corridor minimized the effects of reduced visibility, which could invalidate inter-area comparison. The nine stations inventoried in this manner were designated “fish transect stations” and are marked with an “FT” prefix in the Appendix.

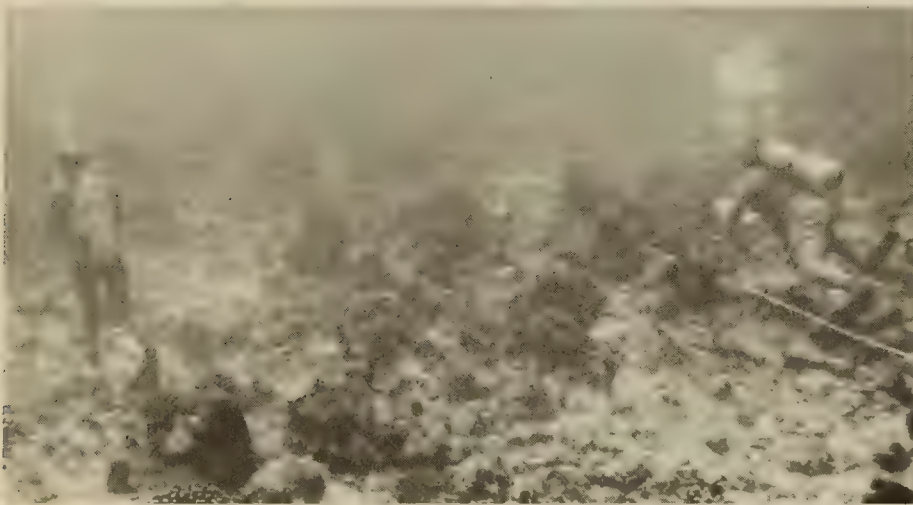


Figure 33. Biologist conducting a fish transect at ocean station.

In areas of low fish abundance (typically intertidal ocean reef shelf and nearshore shallow lagoon sand flats), scuba gear and transect line were not used. Two biologists with snorkeling gear swam along a path of predetermined length and orientation, recording species present (with notes on abundance and length). At three nearshore shallow-water stations, observations were made by wading along the shore. Fifteen such snorkeling and wading stations (“fish observation stations”) are labelled “FO” or “FO (w)” in the Appendix. Locations of sampling stations are shown in Fig. 34.

For most transects and observations, a “horizontal identifiable visibility” (HIV) was estimated. The HIV is defined as “the maximum distance through the water (in a horizontal plane) at which a stationary or slow-moving fish (10 cm or longer) can be readily seen and identified by a competent diving biologist, that is, one familiar with the fish fauna of the area under study,” Evans (1973). Such HIV values, although subjective, provide data useful for survey intercomparisons and are therefore included in the Appendix. Bottom profiles and composition, dominant coral types and coverage, current characteristics, and other incidental observations are also included in the station descriptions.

Most species encountered could be identified in the field, or described sufficiently well for subsequent identification. Specimens of some species were speared to enable later positive identification. One acanthurid (surgeonfish) could not be identified with existing keys. That specimen was given to Dr. John E. Randall (Bernice P. Bishop Museum, Honolulu). Randall has other specimens of this same species from Washington Island (Line Island Group). He is presently describing these as a new species. The specimen from Canton will be used as a paratype. Two specimens of *Dascyllus trimaculatus* (three-spot damselfish) were also given to Randall. These will probably be described as Phoenix and Line Island color variants of that species.

Figure 34. Fish survey stations. FT = fish transect; FO = fish observation (snorkeling); FO (w) = fish observation (wading).



RESULTS

General Distributional Patterns

From the 24 fish transect and fish observation stations, 146 species were observed (see checklist, Table 20); 61 species were new reports for the Phoenix Islands. These records, with the data from Schultz (1943) and Halstead and Bunker (1954), bring the new total to 264 species from 50 families. These numbers are comparable with inshore fish fauna data gathered in other Central Pacific Island groups. The Phoenix Islands are a major component of the Central Pacific faunal "subregion," which includes the Marshall, Gilbert, Line, and Hawaiian Island groups. This subregion is the northeastern component (described by Gosline, 1971) of the extensive Indo-West Pacific faunal region. Strasburg (1953) reported 250 species belonging to 51 families from the southern Marshalls at Arno Island. Randall (1955) recorded 396 species of inshore marine and pelagic fishes from the Gilbert Islands. Gosline (1971) reported 235 species belonging to 40 families from the Line Islands; Chave and Eckert (1974) reported 217 species belonging to 37 families from Fanning Atoll alone. Brock *et al.* (1965) reported 184 species belonging to 46 families from Johnston Island. Gosline and Brock (1960) listed 448 species of inshore or surface-living species from the Hawaiian Islands.

Table 20. Checklist of fishes observed during the 1973 Canton Atoll survey.

Group/Species*	Hawaii Coastal Zone Data Bank No.**
Chlordata/Vertebrata	
Chondrichthyes	
Lamnida	
Carcharinidae	
<i>Carcharhinus melanopterus</i> (Quoy and Gaimard)	8516120501
Hypotremata	
Dasyatidae	8517090000
Mobulidae	
<i>Manta</i> sp.	8517110200
Osteichthyes	
Elopiformes	
Albulidae	
<i>Albula vulpes</i> (Linnaeus)	8521060101
Anguilliformes	
Muraenidae	
<i>Gymnothorax pictus</i> (Ahl)	8522050603
<i>Gymnothorax flavimarginatus</i> (Rüppell)	8522050605
<i>Gymnothorax meleagris</i> (Shaw and Nodder)	8522050606
Salmoniformes	
Synodontidae	8531470000
Gonorynchiformes	
Chanidae	
<i>Chanos chanos</i> (Forsskal)	8533060101
Atheriniformes	
Exocoetidae	
<i>Cypselurus spilonopterus</i> (Bleeker)	8544010603
Hemiramphid sp.	8544015000
Beryciformes	
Holocentridae	
<i>Adioryx spinifer</i> (Forsskal)	8546180101
<i>Adioryx lacteoguttatus</i> (Cuvier)	8546180103
<i>Adioryx caudimacula</i> (Rüppell)	8546180111
<i>Adioryx violaceus</i> Bleeker	8546180116
<i>Myripristis murdjan</i> (Forsskal)	8546180403
<i>Myripristis amaenus</i> (Castelnau)	8546180404
<i>Myripristis kuntzei</i> (Cuvier and Valenciennes)	8546180405
<i>Flammeo sammara</i> (Forsskal)	8546180501
Gasterosteiformes	
Aulostomidae	
<i>Aulostomus chinensis</i> (Linnaeus)	8549060101
Fistulariidae	
<i>Fistularia</i> sp.	8549070100
Syngnathidae	8549120000
Scorpaeniformes	
Scorpaenidae	
<i>Pterois antennata</i> (Bloch)	8552010202

(Contd)

Table 20. (Contd)

Group/Species*	Hawaii Coastal Zone Data Bank No.**
Perciformes	
Serranidae	
Serranid sp.	8554020000
<i>Epinephelus merra</i> Block	8554020306
<i>Epinephelus microdon</i> (Bleeker)	8554020314
<i>Cephalopholis argus</i> Bloch and Schneider	8554020801
<i>Cephalopholis urodelus</i> (Bloch and Schneider)	8554020802
<i>Gracila albomarginatus</i> (Fowler and Bean)	8554021001
<i>Anyperodon leucogrammicus</i> (Valenciennes)	8554022001
Kuhliidae	
<i>Kuhlia</i> sp.	8554140100
Apogonidae	
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i> Cuvier and Valenciennes	8554180501
Carangidae	
<i>Scomberoides sancti-petri</i> (Cuvier)	8554290101
<i>Elegatis bipinnulatus</i> (Quoy and Gaimard)	8554290201
<i>Gnathanodon speciosus</i> (Forsskal)	8554290801
<i>Caranx melampygus</i> Cuvier and Valenciennes	8554291204
<i>Caranx</i> sp.	8554291200
Lutjanidae	
Lutjanid sp.	8554380000
<i>Aprion virescens</i> Valenciennes	8554380401
<i>Lutjanus bohar</i> (Forsskal)	8554380701
<i>Lutjanus monostigma</i> (Cuvier and Valenciennes)	8554380703
<i>Lutjanus fulvus</i> (Bloch and Schneider)	8554380704
<i>Lutjanus kasmira</i> (Forsskal)	8554380705
<i>Lethrinus</i> sp.	8554380800
Sparidae	
<i>Monotaxis grandoculis</i> (Forsskal)	8554450101
<i>Gnathodentex aureolineatus</i> (Lacépède)	8554450201
Mullidae	
<i>Mulloidichthys samoensis</i> (Günther)	8554470201
<i>Mulloidichthys auriflamma</i> (Forsskal)	8554470202
<i>Parupeneus bifasciatus</i> (Lacépède)	8554470306
<i>Parupeneus barberinus</i> (Lacépède)	8554470307
<i>Parupeneus trifasciatus</i> (Lacépède)	8554470309
<i>Parupeneus</i> sp.	8554470300
Kyphosidae	
<i>Kyphosus cinerascens</i> (Forsskal)	8554530101
Chaetodontidae	
<i>Forcipiger longirostris</i> (Broussonet)	8554570402
<i>Heniochus acuminatus</i> (Linnaeus)	8554570502
<i>Heniochus permutatus</i> Cuvier	8554570503
<i>Heniochus varius</i> (Cuvier)	8554570504
<i>Chaetodon kleini</i> Bloch	8554570703

(Contd)

Table 20. (Contd)

Group/Species*	Hawaii Coastal Zone Data Bank No.**
Chaetodontidae (continued)	
<i>Chaetodon ephippium</i> Cuvier	8554570705
<i>Chaetodon auriga</i> Forsskal	8554570706
<i>Chaetodon unimaculatus</i> Bloch	8554570707
<i>Chaetodon lunula</i> (Lacépède)	8554570708
<i>Chaetodon trifasciatus</i> Mungo Park	8554570710
<i>Chaetodon ornatissimus</i> Solander	8554570711
<i>Chaetodon quadrimaculatus</i> Gray	8554570712
<i>Chaetodon ulietensis</i> Cuvier and Valenciennes	8554570717
<i>Chaetodon semeion</i> Bleeker	8554570718
<i>Chaetodon meyeri</i> Bloch and Schneider	8554570719
<i>Chaetodon bennetti</i> Cuvier	8554570720
<i>Megaprotodon strigangulus</i> (Gmelin)	8554570801
<i>Centropyge loriculus</i> (Günther)	8554575304
<i>Centropyge flavissimus</i> (Cuvier)	8554575305
<i>Centropyge bicolor</i> (Bloch)	8554575308
<i>Pygoplites diacanthus</i> (Boddaert)	8554575401
Pomacentridae	
<i>Dascyllus aruanus</i> (Linnaeus)	8554640102
<i>Dascyllus trimaculatus</i> (Rüppell)	8554640104
<i>Abudefduf sordidus</i> (Forsskal)	8554640201
<i>Abudefduf imparipennis</i> (Sauvage)	8554640203
<i>Abudefduf phoenixensis</i> Schultz	8554640205
<i>Abudefduf glaucus</i> (Cuvier and Valenciennes)	8554640208
<i>Abudefduf septemfasciatus</i> (Cuvier and Valenciennes)	8554640209
<i>Abudefduf amabilis</i> (De Vis)	8554640210
<i>Plectroglyphidodon dickii</i> (Lienard)	8554640302
<i>Pomacentrus albofasciatus</i> Schlegel and Muller	8554640402
<i>Pomacentrus coelestis</i> Jordan and Starks	8554640403
<i>Pomacentrus nigricans</i> (Lacépède)	8554540405
<i>Pomacentrus</i> sp.	8554640400
<i>Chromis margaritifer</i> Fowler	8554640507
<i>Chromis caeruleus</i> (Cuvier and Valenciennes)	8554640512
<i>Chromis</i> sp.	8554640500
<i>Amphiprion chrysopterus</i> Cuvier	8554640607
<i>Amphiprion</i> sp.	8554640600
Cirrhitidae	
Cirrhitid sp.	8554660000
<i>Paracirrhites arcatus</i> (Cuvier and Valenciennes)	8554660101
<i>Paracirrhites forsteri</i> (Bloch and Schneider)	8554660102
<i>Paracirrhites xanthus</i> Randall	8554660105
<i>Cirrhitichthys aprinus</i> Cuvier and Valenciennes	8554660603
Mugilidae	
<i>Chelon vaigiensis</i> (Quoy and Gaimard)	8555010301
<i>Crenimugil crenilabis</i> (Forsskal)	8555010401

(Contd)

Table 20. (Contd)

Group/Species*	Hawaii Coastal Zone Data Bank No.**
Sphyraenidae	
<i>Sphyraena</i> sp.	8555030100
Labridae	
<i>Labroides bicolor</i> Fowler and Bean	8555070402
<i>Labroides dimidiatus</i> (Cuvier and Valenciennes)	8555070403
<i>Labroides rubrolabiatu</i> s Randall	8555070404
<i>Epibulus insidiator</i> (Pallas)	8555070501
<i>Cheilinus undulatus</i> Rüppell	8555070703
<i>Pseudocheilinus hexataenia</i> (Bleeker)	8555070804
<i>Thalassoma lunare</i> (Linnaeus)	8555071403
<i>Thalassoma amblycephalus</i> (Bleeker)	8555071410
<i>Thalassoma hardwickei</i> (Bennett)	8555071411
<i>Gomphosus varius</i> Lacépède	8555071501
<i>Coris gaimardi</i> (Quoy and Gaimard)	8555071604
<i>Stethojulis balteata</i> (Quoy and Gaimard)	8555071801
<i>Anampses caeruleopunctatus</i> Rüppell	8555072103
<i>Halichoeres centriquadrus</i> (Lacépède)	8555072202
<i>Halichoeres trimaculatus</i> (Quoy and Gaimard)	8555072205
<i>Hemigymnus melapterus</i> (Bloch)	8555072302
Scaridae	
<i>Calotomus</i> sp.	8555090100
<i>Scarus sordidus</i> Forsskal	8555090304
<i>Scarus forsteri</i> Cuvier and Valenciennes	8555090305
<i>Scarus frenatus</i> Lacépède	8555090306
<i>Scarus ghobban</i> Forsskal	8555090308
<i>Scarus jonesi</i> (Streets)	8555090311
<i>Scarus pectoralis</i> Cuvier and Valenciennes	8555090313
<i>Scarus</i> sp. (juvenile)	8555090320
<i>Chlorurus gibbus</i> (Rüppell)	8555090601
Gobiidae	
Gobiid sp.	8555600000
<i>Bathygobius fuscus</i> (Rüppell)	8555600802
<i>Amblygobius phalaena</i> (Valenciennes)	8555601802
Acanthuridae	
<i>Acanthurus triostegus</i> (Linnaeus)	8555690101
<i>Acanthurus guttatus</i> Bloch and Schneider	8555690102
<i>Acanthurus achilles</i> Shaw	8555690103
<i>Acanthurus glaucopareius</i> Cuvier	8555690104
<i>Acanthurus olivaceus</i> (Block and Schneider)	8555690109
<i>Acanthurus xanthopterus</i> (Cuvier and Valenciennes)	8555690111
<i>Acanthurus lineatus</i> (Linnaeus)	8555690114
<i>Acanthurus</i> sp.	8555690100
<i>Ctenochaetus strigosus</i> (Bennett)	8555690201
<i>Ctenochaetus striatus</i> (Quoy and Gaimard)	8555690203
<i>Zebrasoma veliferum</i> (Bloch)	8555690302
<i>Zebrasoma scopas</i> (Cuvier)	8555690304

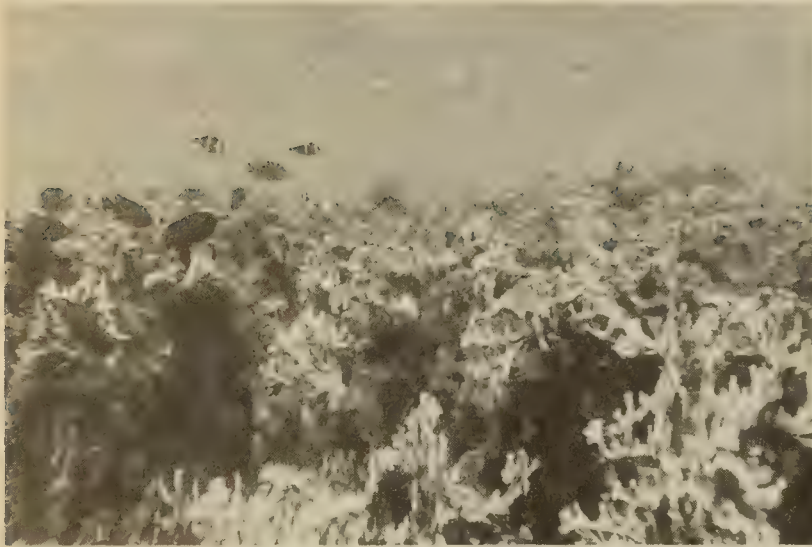
(Contd)

Table 20. (Contd).

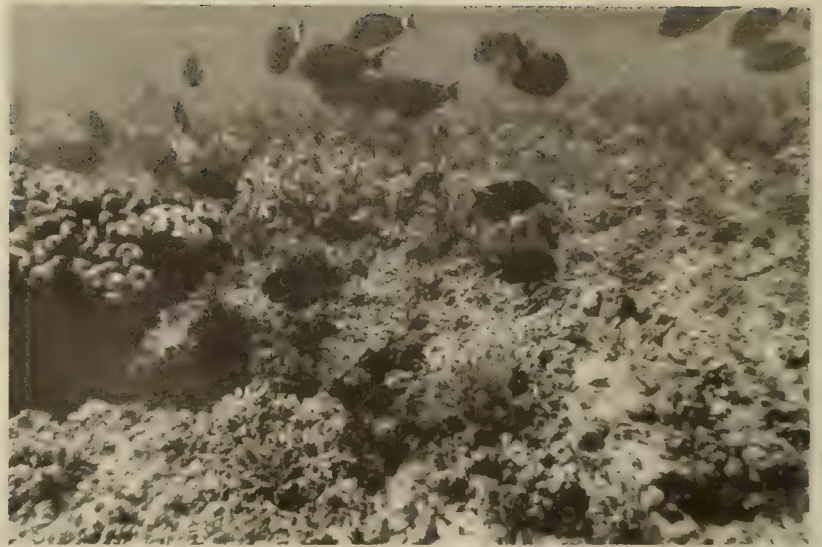
Group/Species*	Hawaii Coastal Zone Data Bank No.**
Acanthuridae (continued)	
<i>Naso lituratus</i> (Bloch and Schneider)	8555690401
<i>Naso brevirostris</i> (Cuvier and Valenciennes)	8555690403
<i>Zanclus canescens</i> (Linnaeus)	8555695101
Tetradontiformes	
Balistidae	
<i>Rhinecanthus rectangulus</i> (Bloch and Schneider)	8558020301
<i>Rhinecanthus aculeatus</i> (Linnaeus)	8558020302
<i>Melichthys vidua</i> (Solander)	8558020402
<i>Sufflamen chrysoptera</i> (Bloch and Schneider)	8558020505
<i>Balistapus undulatus</i> (Mungo Park)	8558020601
<i>Balistoides viridescens</i> (Bloch and Schneider)	8558020701
<i>Balistoides flavimarginatus</i> (Rüppell)	8558020703
Tetraodontidae	
<i>Arothron hispidus</i> (Linnaeus)	8558060302
<i>Canthigaster solandri</i> (Richardson)	8558065107

*Group/Species—taxonomic list follows the phylogenetic order proposed by Greenwood *et al.* (1966).
**HZCDB No.—a numerical computer listing maintained by University of Hawaii/Hawaii Institute of Geophysics; all fish data from this report are stored in this bank.

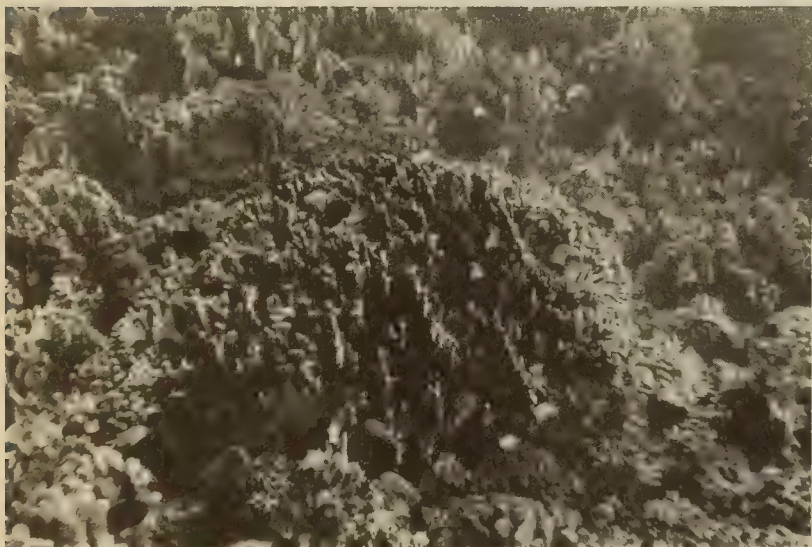
Figure 35 shows the number of species recorded at each station (as dots with areas proportional to the number of species observed). The number of species is plotted against distance from the lagoon pass (Fig. 36). A pronounced decline in the number of species is seen with increasing distance from the pass. These data are consistent with the well-documented preference of most reef species for habitats with substrata of varied relief and generally high live coral coverage (Key, 1973). These habitat types provide protective cover and food for fishes and a large variety of other reef organisms, as seen in the photographs taken adjacent to Spam Island in the pass region (Fig. 37). Regions of abundant and diverse coral coverage are also normally “healthy” areas with good circulation and near-oceanic physicochemical conditions capable of sustaining most reef-associated biota (Smith and Jokiel, this report; Jokiel and Maragos, this report; Kay, this report). Accordingly, the areas with sparse live coral coverage and low relief (see substrata key in Fig. 36) are uniformly low in fish diversity and abundance. In such environments, available habitats appear to overshadow the effects of circulation and overall water quality.



(a) Depth, $\frac{1}{2}$ to 1 m; coral predominantly *Millepora*; obvious fish species seen (top to bottom): *Chromis caeruleus*, *Amphiprion chrysopterus*, and *Pomacentrus nigricans*.



(b) Depth, 1 to $1\frac{1}{2}$ m; coral predominantly *Acropora* and *Pocillopora*; obvious fish species (top to bottom): *Acanthurus xanthopterus*, *Acanthurus* sp., *Scarus ghobban*, *Scarus oviceps*, *Chaetodon ulietensis*, and *Chaetodon bennetti*.



(c) Depth, 1 to 2 m; coral predominantly *Millepora* and *Pocillopora*; obvious fish species shown: *Chromis caeruleus* and *Cephalopholis urodelis*.



(d) Depth, 1 to 3 m; coral predominantly *Acropora* and *Millepora*; obvious fish species shown (top to bottom): *Chromis* sp., *Acanthurus triostegus*, and *Chaetodon bennetti*.

Figure 37. Shallow reef top environment, lagoonside of Spam Island.

Within the lagoon the number of fish species generally decreases radically beyond a 2-km radius from the pass to about 8–23 species per location for most shoreline and lagoon reef areas. Some mid-lagoon regions along certain line reefs possess luxuriant coral growth (primarily *Acropora* and *Millepora*), with an accompanying diverse and abundant fish fauna. One station (Fig. 38), where over 41 fish species were observed, is typical of such locations. Along the crests and shallower slopes of the line reef structures, tidal currents are increased in speed. This intensified flow appears to enhance biotic diversity.



Figure 38. Line reef crest environment, mid-lagoon station; depth, 1½–2 m; coral predominantly *Acropora*; obvious fish species shown (top to bottom): *Chromis caeruleus*, *Lutjanus fulvus*, *Lutjanus kasmira*, *Acanthurus* sp., and *Gnathodentex aureolineatus*.

Fish diversity is generally high outside the lagoon, with the exception of the shallow wave-swept outer reef flats. Immediately beyond the flats and algal ridge, the groove and spur region of the outer reef supports a fish fauna that becomes increasingly diverse with depth. Observations at two locations along the forereef (water depth, 3–20 m) revealed the presence of an outer reef terrace (shown diagrammatically and by inset photograph in Fig. 39). This terrace supports a diverse coral and fish fauna.

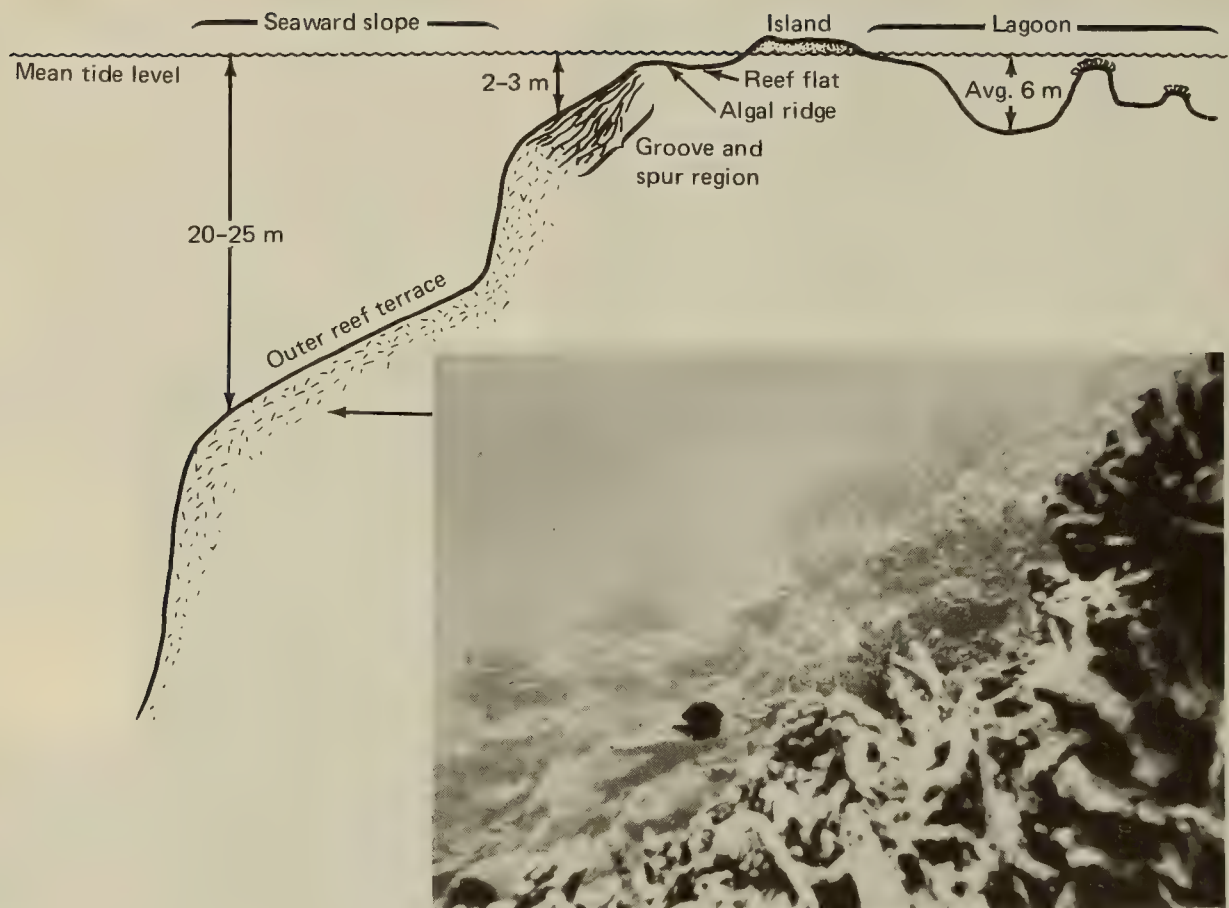


Figure 39. Schematic cross-section of Canton Atoll reef structure (western side). Inset photo was taken at 15 m depth along seaward edge of outer reef terrace.

Distribution of Selected Species

Data on the distribution of fishes were recorded at the 24 transect and observation stations and were also examined for meaningful patterns or trends by taxa. Twenty fish species have been selected (see Table 21) to illustrate the observed patterns in fish distribution at Canton Atoll. Nineteen of these selected species were recorded at 25% or more of the sampling stations. The remaining species, *Arothron hispidus*, was recorded at 20% of the stations; its occurrence is also considered significant to the distributional discussion.

Table 21. Alphabetical listing of selected fish species with remarks on behavior, habitat, and distribution.

Species	Total no. individuals recorded ^a	Behavioral characteristics Aggregating type ^b	Feeding type ^c	General habitat ^d	Possible factors limiting distribution
<i>Acanthurus triostegus</i>	491	schooling	herbivore	P,Rs,Lc	food availability, seasonal movement?
<i>Acanthurus xanopterus</i>	524	schooling	herbivore	U	algal substrata, vertical relief
<i>Arothron hispidus</i>	54	solitary	carnivore (omni.)	Lt	food availability
<i>Centropyge flavissimus</i>	97	solitary/tr	herbivore	P,O	clean water algal forms
<i>Cephalopholis argus</i>	45	solitary/tr	carnivore	P,O	prey abundance, protective cover
<i>Chaetodon auriga</i>	80	grouping	carnivore (omni.)	U	protective cover
<i>Chaetodon lunula</i>	60	pairing	carnivore (omni.)	O,P,Lc	food availability (proximity to live coral), protective cover
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>	36	grouping	carnivore	U	protective cover, water motion
<i>Chromis margaritifer</i>	525+	schooling	planktivore	O,P	oceanic plankton, protective cover
<i>Dascyllus aruanus</i>	306	schooling	planktivore	P,Lc	abundance of plankton, competition with other pomacentrids
<i>Epinephelus merra</i>	57	solitary/tr	carnivore	U	prey abundance, protective cover with high relief
<i>Gomphosus varius</i>	31	solitary	carnivore	P	prey abundance
<i>Lutjanus fulvus</i>	523	schooling	carnivore	Lt	competition with other carnivores, prey abundance
<i>Monotaxis grandoculis</i>	85	solitary/tr	carnivore	P,Lc	protective cover, competition with lutjanids?
<i>Pomacentrus coelestis</i>	261	schooling	herbivore (omni.)	P,O,Lc	clean water algal forms, protective cover
<i>Pomacentrus nigricans</i>	737	solitary/tr	herbivore (omni.)	U	high relief substratum, territorial competition
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	22	solitary/tr	omnivore	Lc,Lt	protective cover, proximity to sand bottom habitat
<i>Scarus sordidus</i>	231+	schooling	herbivore	U	food availability
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	1200+	schooling	planktivore	O,P,Lc	proximity to live coral, abundance of plankton
<i>Zebrasoma scopas</i>	23	solitary/tr	herbivore	O,P	clean water algal forms

^aThese data are conservative because they represent minimum counts of individuals, that is, data recorded greater than (>) were treated as number listed only (see Appendix); + indicates that numbers of individuals were recorded as TNTC (too numerous to count) at some stations.
^btr = territorial; grouping = occurring in small aggregations (3-10 individuals); solitary, pairing, and schooling are self-explanatory.
^cFeeding type information was obtained from Hiatt and Strasburg (1960) and Hobson (1974).
^dHabitat types: P=pass; Rs=outer reef shelf; Lc=clear lagoon; Lt=turbid lagoon; O=ocean (along outer reef slope); U=ubiquitous (observed at nearly all habitat types).

Six species show a nearly ubiquitous distribution at Canton Island: *Chaetodon auriga*, *Pomacentrus nigricans*, *Acanthurus xanthopterus*, *Epinephelus merra*, *Scarus sordidus*, and *Cheilodipterus quinquelineata* (Fig. 40a–40f). These species appear well-adapted to inhabit nearly any available habitat with sufficient bottom relief.

Another group of species is confined to the pass region and at the outside ocean stations. The five species in this group are *Chromis margaritifer*, *Centropyge flavissimus*, *Zebrasoma scopas*, *Cephalopholis argus*, and *Gomphosus varius* (Fig. 40g–40k).

One species, *Dascyllus aruanus*, is restricted to the pass and clear lagoon regions (Fig. 40l). Possible factors which might limit the distribution of this and other selected species are presented in the last column of Table 21.

Three species occur at ocean, pass, and lagoon stations, but are not ubiquitous: *Thalassoma amblycephalus*, *Pomacentrus coelestis*, and *Chaetodon lunula* (Fig. 40m–40o). The distribution observed for these species suggests a mild preference for clear-water, moderate live-coral-coverage environments. As seen by the distribution for *P. coelestis*, a possible remnant population at a lagoon station north of the present pass is suggested; this station is near ocean passes closed about 30 years before this survey (see Henderson *et al.*, this volume).

Rhinecanthus aculeatus and *Monotaxis grandoculis* occur primarily at lagoon patch reef stations (Fig. 40p and 40q). Both species exhibit solitary behavior patterns (see Table 21).

Two other species which have been recorded as abundant in turbid lagoon environments are *Lutjanus fulvus* and *Arothron hispidus* (Fig. 40r and 40s). *A. hispidus* was observed almost exclusively at shallow, turbid-water stations.

One remaining species, *Acanthurus triostegus*, shows a curious distributional pattern at Canton (Fig. 40t). Hiatt and Strasburg (1960) consider the species as being ubiquitous in the Marshall Islands; Chave and Eckert (1974) found a similar distribution at Fanning Atoll. However, at Canton *A. triostegus* was recorded only from the pass, ocean, outside reef shelf, and southern lagoon stations. Possibly some specific food or habitat preference is reflected in the limited lagoon distribution of this species.

Juveniles and young adults of certain selected species were observed predominantly inside the lagoon, while adult forms were seen at outside stations. *Scarus sordidus*, *Monotaxis grandoculis*, and *Lutjanus fulvus* are representative species which exhibit this pattern.

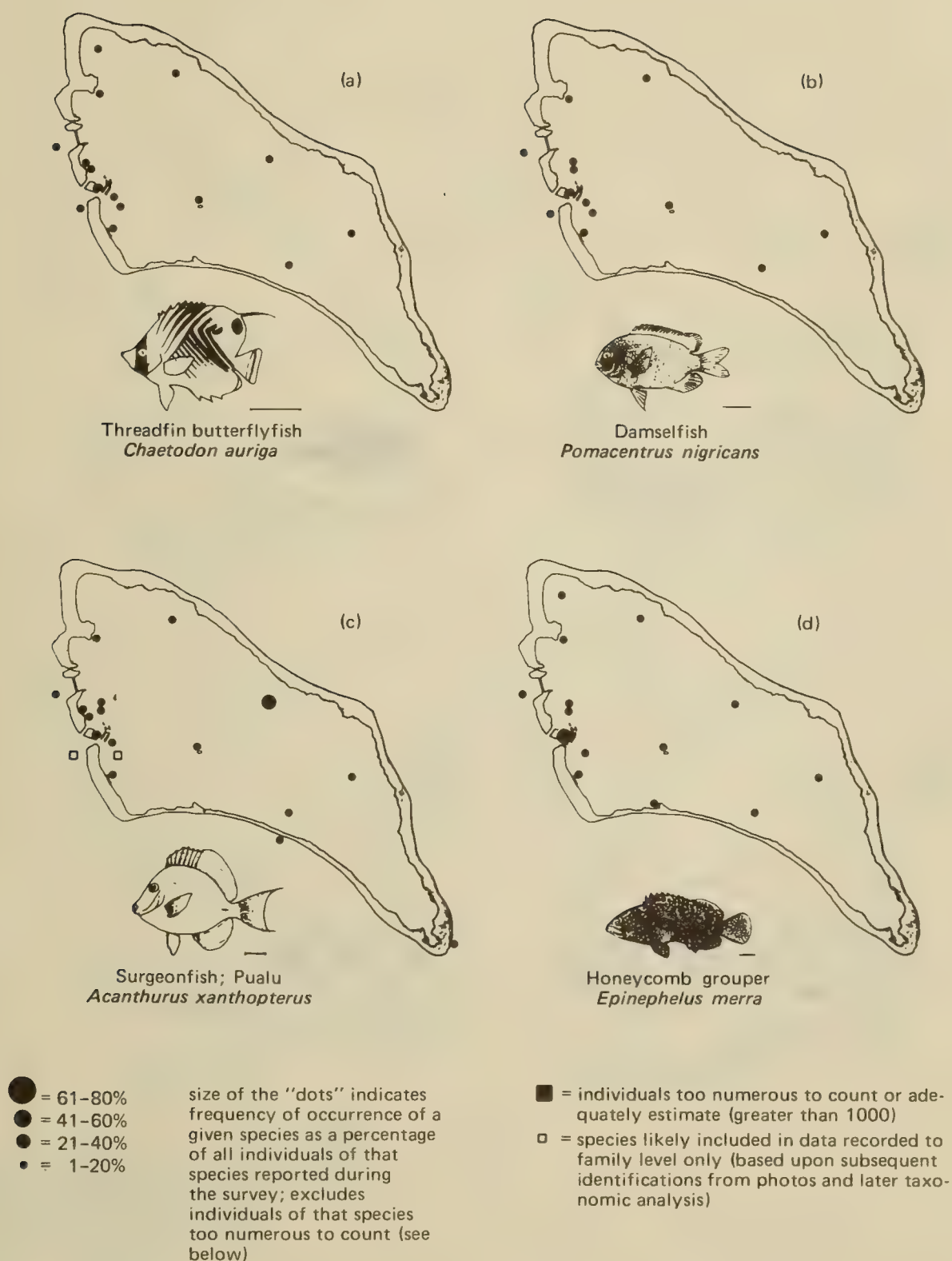
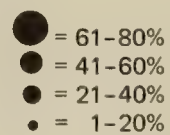
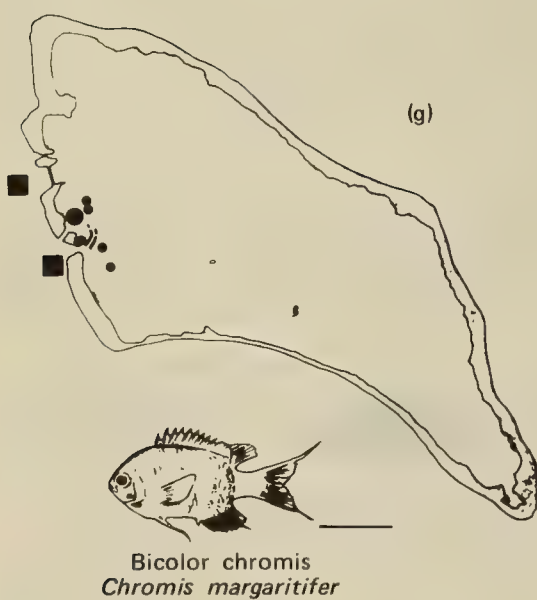
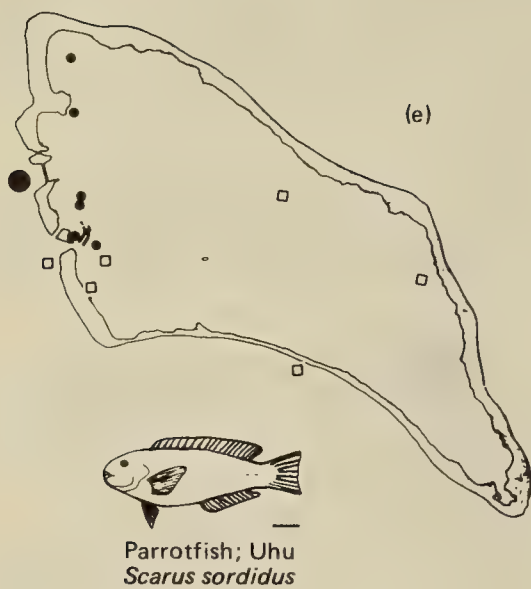
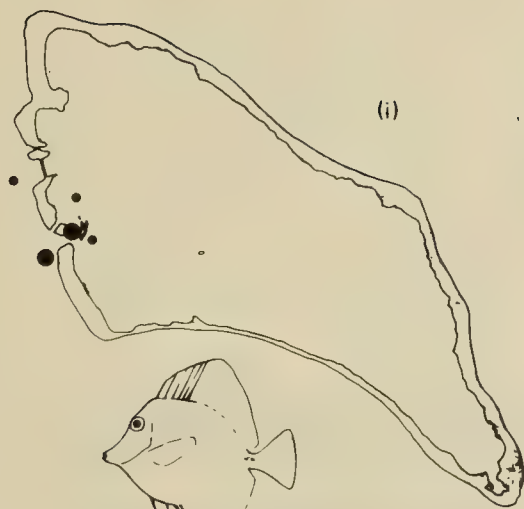


Figure 40. Distribution pattern of 20 representative reef fish species.

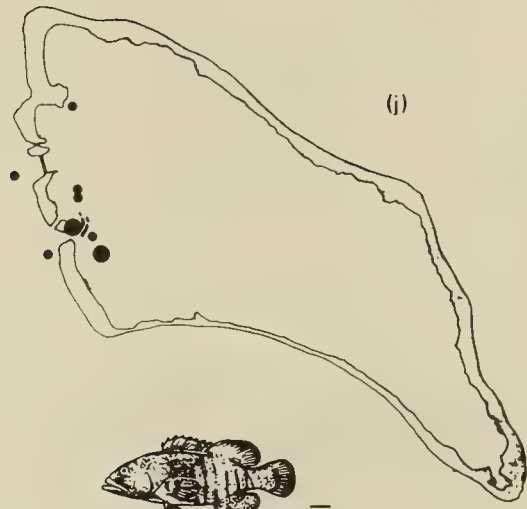


size of the "dots" indicates frequency of occurrence of a given species as a percentage of all individuals of that species reported during the survey; excludes individuals of that species too numerous to count (see below)

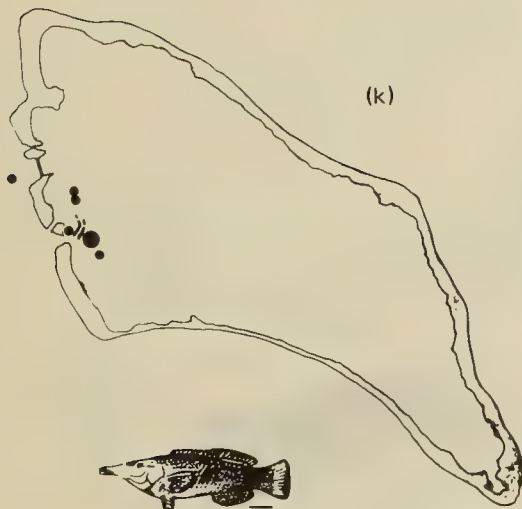
Figure 40. (contd)



Surgeonfish; tang
Zebrasoma scopas



Black grouper
Cephalopholus argus



Beaked wrasse
Gomphosus varius



White-tailed damselfish
Dascyllus aruanus

- = individuals too numerous to count or adequately estimate (greater than 1000)
- = species likely included in data recorded to family level only (based upon subsequent identifications from photos and later taxonomic analysis)

Figure 40. (contd)

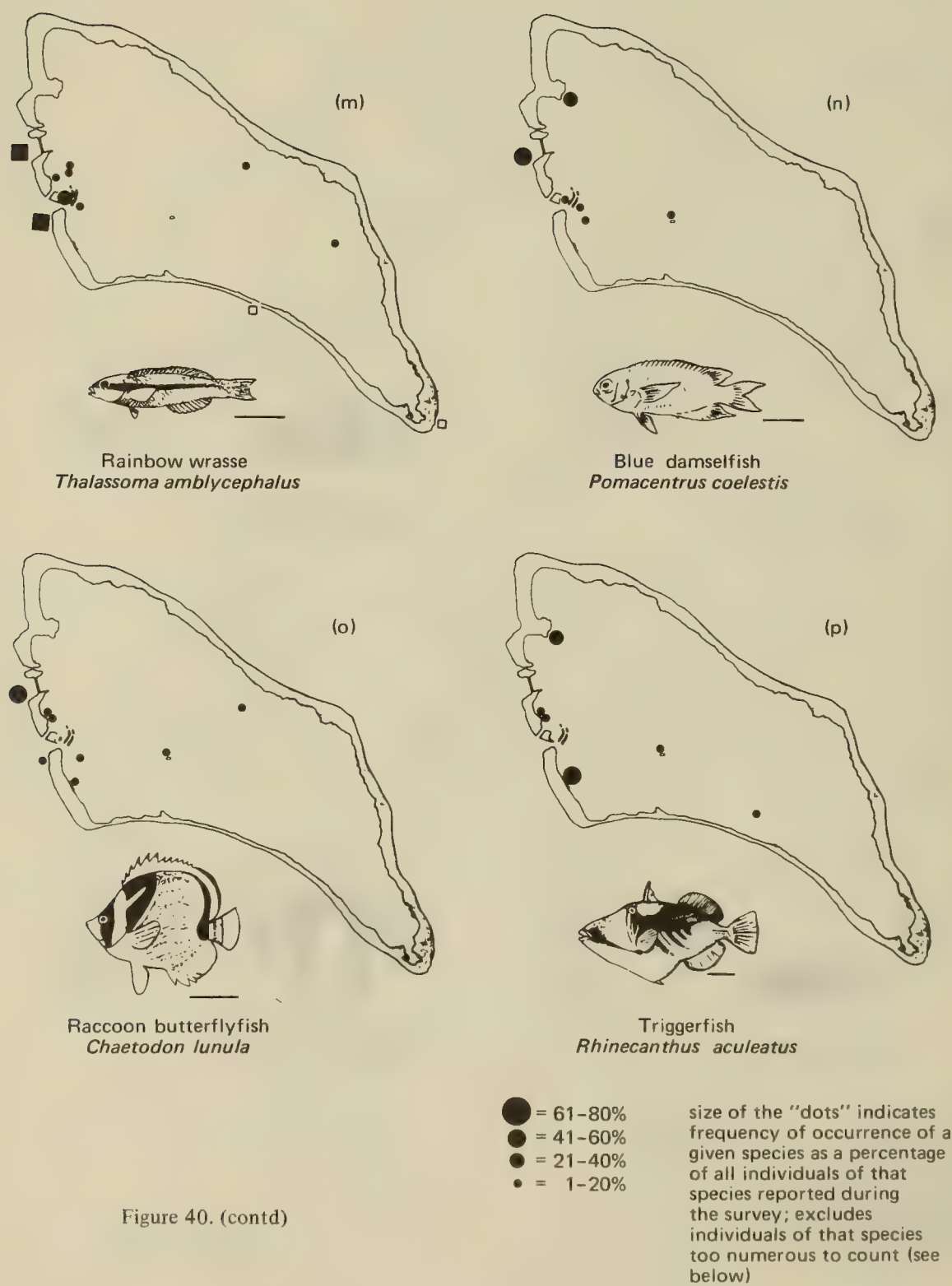
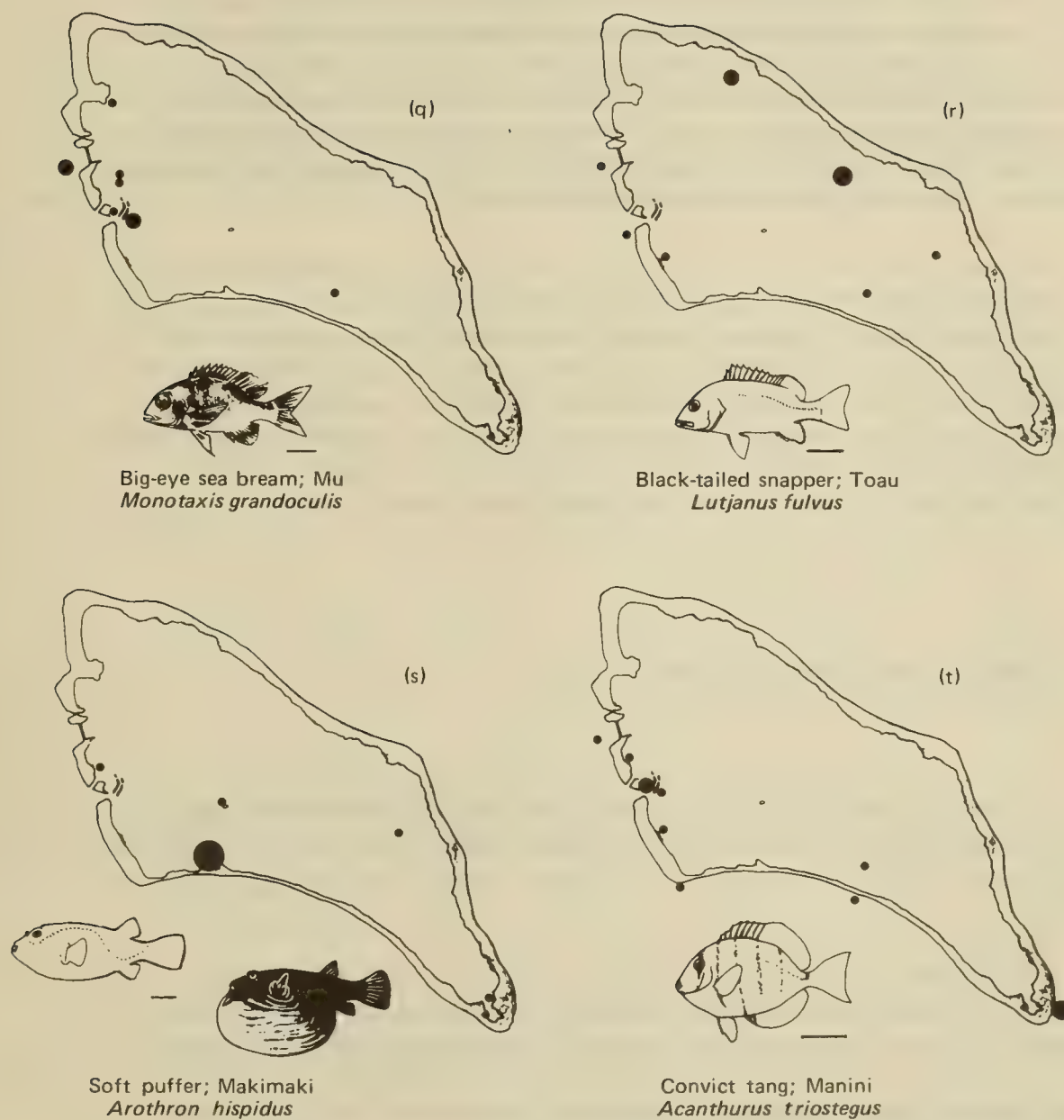


Figure 40. (contd)



- = individuals too numerous to count or adequately estimate (greater than 1000)
- = species likely included in data recorded to family level only (based upon subsequent identifications from photos and later taxonomic analysis)

Figure 40. (contd)

Initially several other species were considered for distribution maps but were subsequently excluded from the presentation for the following reasons: Transect data for the black-tip shark (*Carcharhinus melanopterus*) and the black jack (*Caranx melampygus*), two fast-swimming species, were considered incomplete and therefore unreliable. Recorded distributions for three nocturnally active species—the moray eel (*Gymnothorax pictus*) and two squirrelfishes (*Adioryx spinifer* and *Flammeo sammara*)—were also considered unrepresentative, because all transects and observations during this study were conducted during daylight hours and at slack tides.

For one station (FT 023038, Thornet Reef; see the Appendix) transects were conducted on two different sampling days at similar mid-morning times and tidal conditions. The second transect was aligned perpendicular to the first, and each transect line began on the patch reef and extended into deeper water (4.5-m depth). The data reported were similar in magnitude for both number of species and number of individuals; however, somewhat more species were recorded during the second transect than the first, possibly because observer familiarity with the fishes improved as the survey progressed.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The most obvious pattern to emerge from the fish distribution data concerns the abundance and diversity of fishes. Both the number of individuals and the number of species decrease with distance away from the pass into the lagoon.

This pattern is undoubtedly a response to a variety of factors, including availability of food and shelter. As with the coral distribution (Jokiel and Maragos, this report) and the distribution of water composition parameters (Smith and Jokiel, this report), water motion obviously plays a major role; the one central lagoon station with abundant and diverse fish fauna is also a site of locally accelerated water flow.

A second and more subtle pattern also emerges from the data when the fish species are examined individually. There is the suggestion that remnant populations of fishes commonly found to inhabit more oceanic conditions may still exist in the lagoon, particularly along the western side of the lagoon north of the present pass. Passes in this area have been closed for about 30 years (Henderson *et al.*, this report), a timespan far beyond the life expectancy of the fishes observed during this survey.

There are several apparent anomalies which appear in the case of particular species. The observed distribution of the convict tang, *Acanthurus triostegus*, was quite unexpected. Possible explanations for this anomaly are food availability and competition with another species. *Lutjanus fulvus*, the black-tailed snapper, was another species for which the recorded distributional pattern indicates competition for food or habitat with other species (probably other lutjanids). The Canton Atoll fish fauna appear to be similar to those recorded from the Line Island group, especially Fanning Atoll (Chave and Eckert, 1974).

REFERENCES

- Brock, V. E., R. S. Jones, and P. Helfrich. 1965. An ecological reconnaissance of Johnston Island and the effects of dredging. Hawaii Marine Laboratory Tech. Rept. 5, 90 pp.
- Chave, E. A., and D. E. Eckert. 1974. Ecological aspects of the distributions of fishes at Fanning Island. *Pac. Sci.* 28:297-317.
- Evans, E. C. III (ed.). 1973. Pearl Harbor biological survey—final report. Naval Undersea Center Tech. Note 1128. 3 volumes.
- Gosline, W. A. 1971. The zoogeographic relationships of Fanning Island inshore fishes. *Pac. Sci.* 25:282-289.
- Gosline, W. A., and V. E. Brock. 1960. Handbook of Hawaiian fishes. Univ. of Hawaii Press, Honolulu. 372 pp.
- Greenwood, P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman, and G. S. Myers. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Am. Mus. Nat. History.* 131:339-456.
- Halstead, B. W., and N. C. Bunker. 1954. A survey of the poisonous fishes of the Phoenix Islands. *Copeia.* 1:1-11.
- Hiatt, R. W., and D. W. Strasburg. 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecol. Monogr.* 30:65-127.
- Hobson, E. S. 1974. Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fish. Bull.* 74:915-1031.
- Jones, R. S., and H. K. Larson. 1972. A key to the families of fishes as recorded from Guam. The Marine Laboratory, University of Guam, Tech. Rept.
- Key, G. S. 1973. Reef fishes in the bay, *in* Atlas of Kaneohe Bay: a reef ecosystem under stress (S. V. Smith, K. E. Chave, and D. T. O. Kam, eds.). UNIHl Seagrant Rept. 72-01, 128 pp.
- Losey, G. S., Jr. 1973. Study of environmental impact for Kwajalein Missile Range. Report prepared for the U. S. Army Corps of Engineers, HONO. 152 pp.
- Randall, J. E. 1955. Fishes of the Gilbert Islands. *Atoll Res. Bull.* 47:243 pp.
- Schultz, L. P. 1943. Fishes of the Phoenix and Samoa Islands collected in 1939 during the expedition of the USS Bushnell. *Smithsonian Inst. Bull.* 180, 316 pp.
- Strasburg, D. W. 1953. Fishes of the southern Marshall Islands. Mimeographed Office of Naval Research Rept. 267 pp.

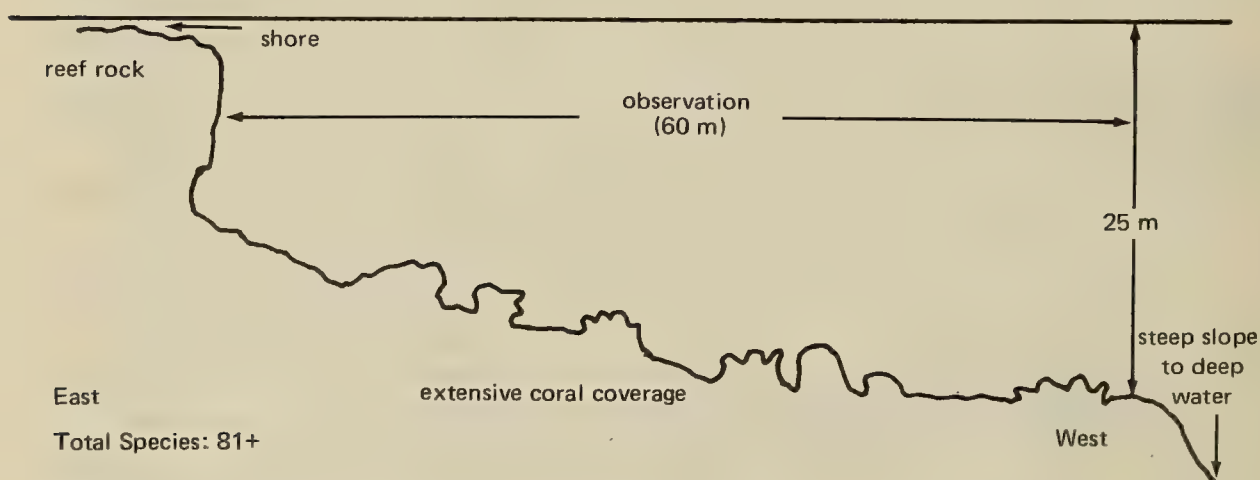
Appendix

FISH TRANSECT AND
OBSERVATION DATA

Fish Observation, north of pass, ocean: FO 007033

Surveyed: 9 Dec 73, 1330–1400 hours. Tide: incoming from high–low (15 cm) at 1133 hours. HIV: 21 m. Observation track length: 60 m.

Observation area general description: 1600 m north of lagoon pass, immediately offshore of intertidal reef shelf. Depth 6 to 25 m. Bottom fairly irregular with greater than 50% live coral coverage. Coral types very numerous; most predominant: *Pocillopora*, *Montipora*, *Porites*, *Pavona*, *Halomitra*, *Herpolitha*.



Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus achilles</i>	5	25
<i>Acanthurus glaucopareius</i>	4	23
<i>Acanthurus lineatus</i>	10	23
<i>Acanthurus triostegus</i>	> 50	15
<i>Acanthurus</i> spp. (2)	> 300	18
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	10	25
<i>Adioryx spinifer</i>	5	25
<i>Anyperodon leucogrammicus</i>	3	30
<i>Aprion virescens</i>	6	36
<i>Aulostomus chinensis</i>	1	46
<i>Balistapus undulatus</i>	8	23
<i>Caranx melampygus</i>	6	76
<i>Carcharinus melanopterus</i>	1	183
<i>Centropyge bicolor</i>	2	10
<i>Centropyge flavissimus</i>	10	10
<i>Centropyge loriculus</i>	10	10
<i>Cephalopholis argus</i>	6	46
<i>Cephalopholis urodelus</i>	4	23
<i>Chaetodon auriga</i>	5	20
<i>Chaetodon bennetti</i>	4	18
<i>Chaetodon ephippium</i>	3	18
<i>Chaetodon kleini</i>	> 20	18

<i>Chaetodon lunula</i>	> 30	20
<i>Chaetodon meyeri</i>	6	20
<i>Chaetodon trifasciatus</i>	> 12	20
<i>Chaetodon ulietensis</i>	10	18
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>	8	8
<i>Cheilinus undulatus</i>	3	76
<i>Chromis caeruleus</i>	> 200	6
<i>Chromis margaritifer</i>	> 2000	5
<i>Chromis</i> sp.	> 3000	9
<i>Ctenochaetus striatus</i>	1	15
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	> 50	18
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	5	10
<i>Elagatis bipinnulatus</i>	> 30	30
<i>Epinephelus merra</i>	10	25
<i>Epinephelus microdon</i>	5	61
<i>Forcipiger longirostris</i>	3	15
<i>Gomphosus varius</i>	6	15
<i>Gracila albomarginatus</i>	1	25
<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>	2	102
<i>Heniochus acuminatus</i>	10	18
<i>Heniochus permutatus</i>	> 12	18
<i>Heniochus varius</i>	3	15
<i>Kyphosus cinerascens</i>	> 20	46
<i>Labridae</i> spp. (3)	> 1000	10
<i>Labroides dimidiatus</i>	3	10
<i>Labroides rubrolabiatus</i>	2	10
<i>Lethrinus</i> sp.	5	36
<i>Lutjanus bohar</i>	> 20	51
<i>Lutjanus fulvus</i>	> 20	46
<i>Lutjanus monostigma</i>	> 20	46
<i>Megaprotodon strigangulus</i>	5	18
<i>Monotaxis grandoculis</i>	> 30	20
<i>Myripristis</i> spp. (3)	> 100	23
<i>Naso brevirostris</i>	> 50	30
<i>Paracirrhites arcatus</i>	10	15
<i>Paracirrhites forsteri</i>	10	15
<i>Parupeneus</i> spp.	> 15	23
<i>Pomacentrus coelestis</i>	> 100	8
<i>Pomacentrus nigricans</i>	20	10
<i>Scarus frenatus</i>	5	41
<i>Scarus ghobban</i>	15	36
<i>Scarus pectoralis</i>	10	41
<i>Scarus sordidus</i>	> 100	20
<i>Scaridae</i> spp. (3)	> 300	41
<i>Scomberoides sancti-petri</i>	4	30
<i>Serranidae</i> spp.	> 15	36
<i>Sphyraenidae</i> sp.	> 30	61
<i>Sufflamen chrysopterus</i>	6	15
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	> 1000	8
<i>Thalassoma lunare</i>	12	20
<i>Zanclus canescens</i>	5	18
<i>Zebrasoma scopas</i>	3	15

Fish Observation, **small boat marina, lagoon:** FO(w) 014039

Shoreside observations, in marina (under and around floating docks)
on intertidal reef flats nearby.

6 Dec 73, 0900–0905 hours. Tide: slack at low–low (27 cm). HIV: 2.5 m.

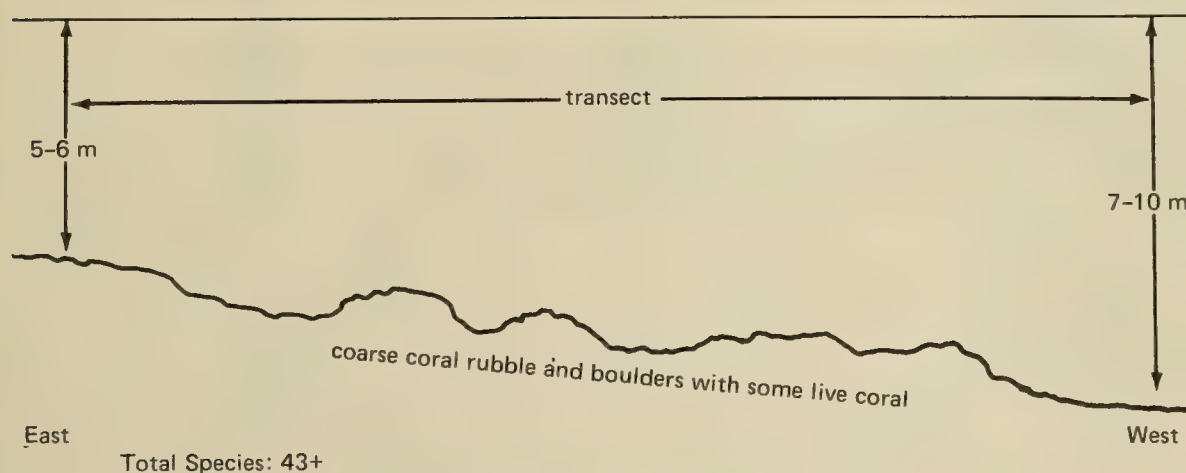
Total Species: 11+

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus triostegus</i>	1	13
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	> 10	23
Balistidae sp.	5	76
<i>Caranx melampygus</i>	> 30	25
<i>Chaetodon auriga</i>	2	15
<i>Chaetodon lunula</i>	1	13
<i>Gymnothorax pictus</i>	> 12	64
Labridae spp. (2)	> 100	6
<i>Mulloidichthys samoensis</i>	8	25
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	1	18

Fish Transect, south of Taylor wreck, ocean: FT 013049

Surveyed: 4 Dec 73, 1355–1435 hours. Tide: slack, high–high (1 m) at 1415 hours. HIV: 21 m. Transect length: 30 m.

Transect general description: Approximately 60 m south of President Taylor wreck (at pass). Depth shoreward 5 to 6 m, increasing seaward to 8–9 m. Bottom mostly boulder and irregular formations of dead coral and rubble. Live coral covering approximately 5–10% of bottom; predominant coral types *Pocillopora* and *Porites*.



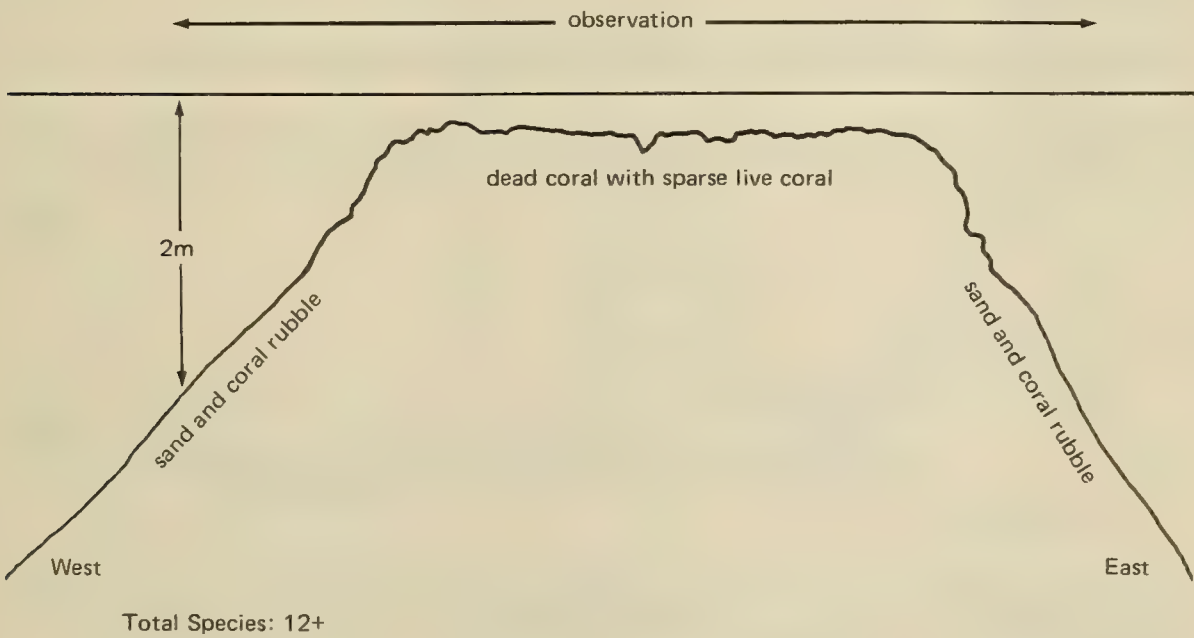
Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus lineatus</i>	> 100	23
<i>Acanthurus olivaceus</i>	2	20
<i>Acanthurus</i> spp. (2)	> 150	18
<i>Carcharinus melanopterus</i>	1	183
<i>Centropyge flavissimus</i>	7	10
<i>Cephalopholis argus</i>	3	25
<i>Cephalopholis urodelis</i>	8	20
<i>Chaetodon auriga</i>	2	13
<i>Chaetodon ephippium</i>	1	20
<i>Chaetodon lunula</i>	1	15
<i>Chaetodon meyeri</i>	2	18
<i>Chaetodon ornatissimus</i>	3	18
<i>Chaetodon quadrimaculatus</i>	5	15
<i>Chaetodon ulietensis</i>	2	18
<i>Chromis caeruleus</i>	46	8
<i>Chromis margaritifer</i>	> 1000	5
<i>Coris gaimardi</i>	2	10
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	> 500	18

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Epibolus insidiator</i>	3	18
<i>Epinephelus microdon</i>	3	61
<i>Forcipiger longirostris</i>	1	13
Labridae spp. (2)	> 100	10
<i>Lutjanus bohar</i>	13	61
<i>Lutjanus fulvus</i>	20	46
<i>Melichthys vidua</i>	1	15
<i>Paracirrhites xanthus</i>	3	10
<i>Parupeneus barberinus</i>	3	41
<i>Parupeneus trifasciatus</i>	1	25
<i>Plectrogyphidodon dickii</i>	40	8
<i>Pomacentrus</i> sp. (yellow)	> 10	8
<i>Pomacentrus nigricans</i>	> 100	10
<i>Scarus</i> spp. (2)	> 25	23
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	> 1000	6
<i>Zanclus canescens</i>	5	18
<i>Zebrasoma scopas</i>	8	15
Species observed off transect:		
<i>Cheilinus undulatus</i>	4	76
<i>Chlorurus gibbus</i>	1	91
<i>Lutjanus monostigma</i>	20	46
<i>Scarus</i> spp. (2)	> 200	36

Fish Observation, northwest corner, lagoon: FO 017010

Surveyed: 6 Dec 73, 1015–1035 hours. Tide: incoming from high–low 28 cm at 0907 hours. HIV: 1.2 m. Observation track length: 30 m.

Observation area general description: Patch reef area approximately 600 m off of cantonment area. Patch reef about 10 m in diameter. Gentle-slope sand and coral rubble apron around leeward (southwest) base of reef. Steeper apron around windward side. Reef mostly dead coral, approximately 10% coverage of live coral. Predominant corals: *Acropora*, *Porites*, *Pocillopora*, and *Favia*.

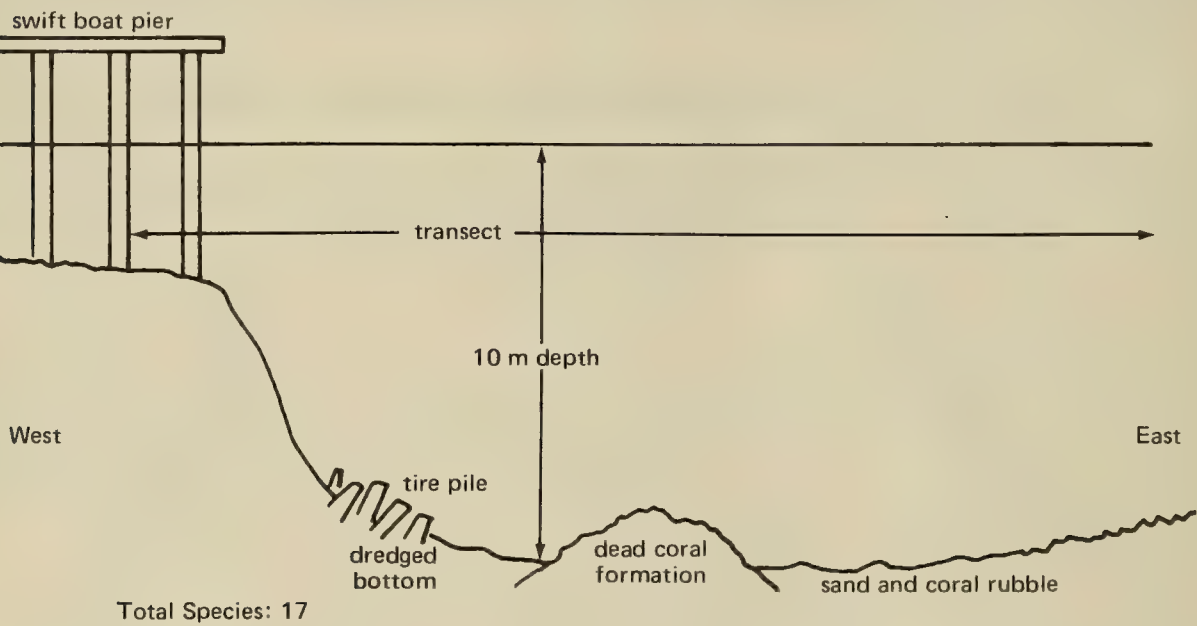


Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Chaetodon auriga</i>	2	18
<i>Chaetodon trifasciatus</i>	1	13
<i>Chaetodon ulietensis</i>	2	10
<i>Chromis caeruleus</i>	> 30	4
<i>Ctenochaetus striatus</i>	8	13
<i>Epinephelus merra</i>	1	13
<i>Flammeo sammara</i>	10	13
Labridae spp. (2)	> 30	5
<i>Lutjanus kasmira</i>	2	15
<i>Pomacentrus nigricans</i>	> 50	10
<i>Scarus sordidus</i>	4	15

Fish Transect, main wharf, lagoon: FT 017041

Surveyed: 1 Dec 73, 1330-1342 hours. Tide: outgoing to high-low (.5 m) at 1720 hours. HIV: 11 m. Transect length: 30 m.

Transect general description: Transect line extended from swift boat pier in offshore (east) direction. Bottom predominantly of sand and coral rubble. Most fish on and around a pile of discarded auto tires and a mound of dead coral. During the transect observation a tidal current of approximately 1 knot was present. No abundant live coral.

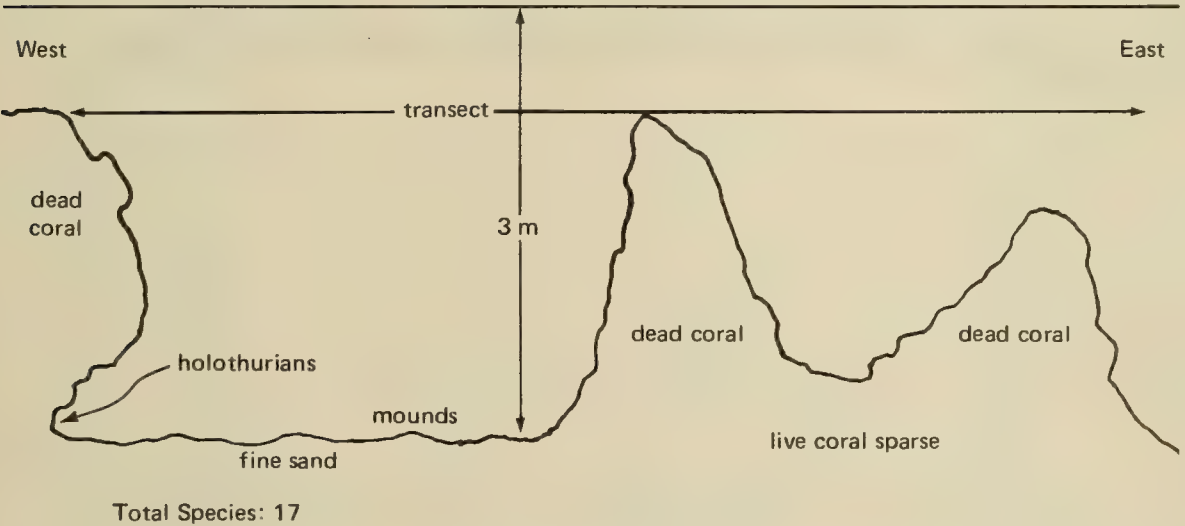


Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Arothron hispidus</i>	1	33
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	5	23
<i>Caranx melampygus</i>	4	41
<i>Centropyge flavissimus</i>	1	8
<i>Cephalopholis urodelus</i>	3	20
<i>Chaetodon auriga</i>	7	15
<i>Chaetodon lunula</i>	2	13
<i>Chromis caeruleus</i>	37	8
<i>Chromis margaritifer</i>	> 200	5
Gobiidae sp.	50	4
<i>Heniochus acuminatus</i>	28	13
Labridae sp.	25	6
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	2	9
<i>Rhinecanthus rectangulatus</i>	1	15
<i>Sufflamen chrysopterus</i>	2	13
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	30	8
<i>Thalassoma lunare</i>	4	13

Fish Transect, off swimming pool, lagoon: FT 018020

Surveyed: 1 Dec 73, 1155–1220 hours. Tide: outgoing to high–low (.5 m) at 1720 hours. HIV: 2.3 m. Transect length: 30 m.

Transect general description: About 175 m offshore (east of salt water swimming pool site). Many patch reefs, mostly of 10 to 70 m maximum dimension. Coral coverage less than 10% on solid surfaces. Most reef areas showing thin layers of silt. Holothurians at base of reef edge on sand. Dominant coral types: predominantly “lobate,” rounded coral forms–*Porites*, *Leptastrea* (?), *Pocillopora*.

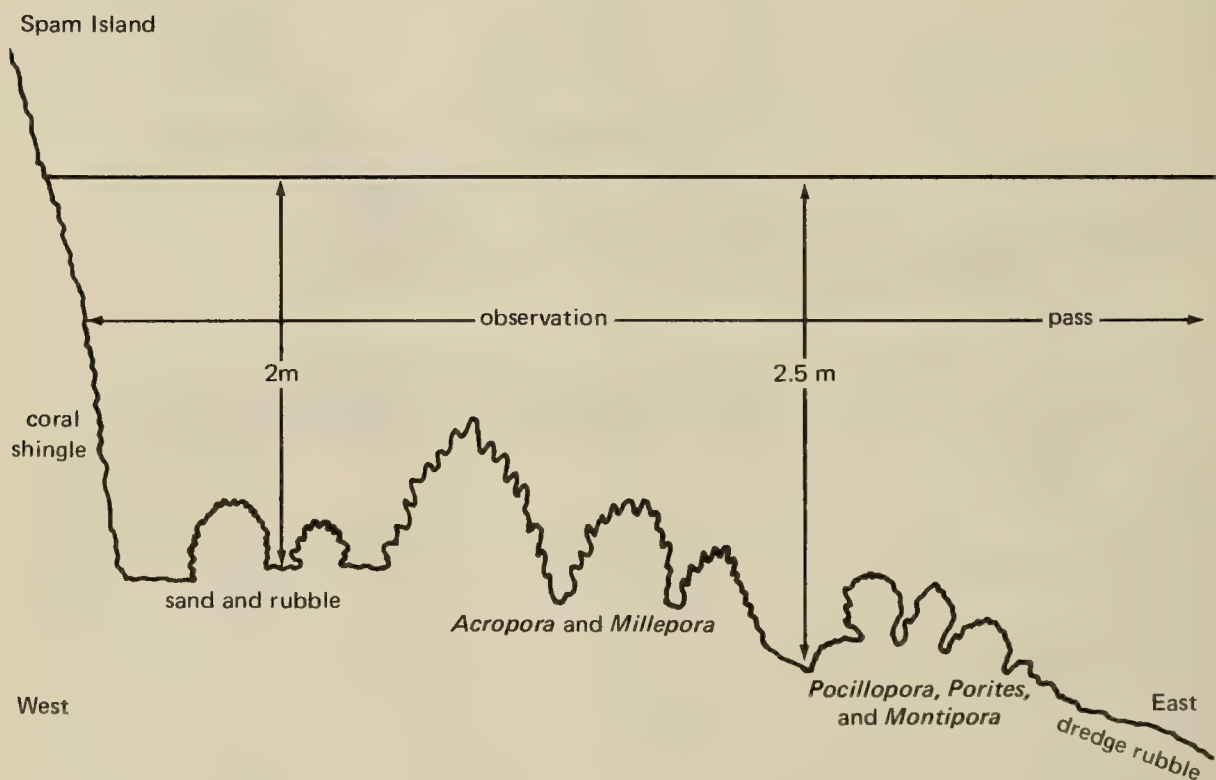


Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	75	25
<i>Cephalopholis argus</i>	6	15
<i>Chaetodon auriga</i>	3	15
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>	5	8
<i>Chromis caeruleus</i>	3	6
<i>Ctenochaetus striatus</i>	40	13
<i>Dascyllus aruanus</i>	16	8
<i>Epinephelus merra</i>	3	20
Gobiidae sp.	> 50	5
Labridae sp.	8	10
<i>Monotaxis grandoculis</i>	2	13
<i>Pomacentrus albofasciatus</i>	25	10
<i>Pomacentrus coelestis</i>	60	8
<i>Pomacentrus nigricans</i>	20	10
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	5	13
<i>Scarus sordidus</i>	5	10
<i>Scarus</i> sp.	10	13

Fish Observation, **Spam Island, lagoon**: FO 018045

Surveyed: 9 Dec 73, 1430–1450 hours. Tide: incoming to high–high (1.3 m) at 1821 hours. HIV: 20 m. Observation track length: 40 m.

Observation area general description: Area immediately to east of lagoon shore of Spam Island. Varied bottom; at shoreline a slope of coral shingle extending down to 25 m depth where bottom is composed of sand, coral rubble, and scattered coral heads. Further north and east, *Acropora* and *Millepora* are very abundant, covering up to 30% of bottom. Further east *Pocillopora*, *Porites*, *Montipora*, and *Favia* become dominant although covering less than 10% of bottom. Bottom area without live coral is primarily of medium to large size coral rubble. *Herpolitha*, *Fungia*, and *Halomitra* are also relatively common on rubble bottom. Area subjected to tidal currents (primarily eddies) of 1 to 3 knots.



Total Species: 77+

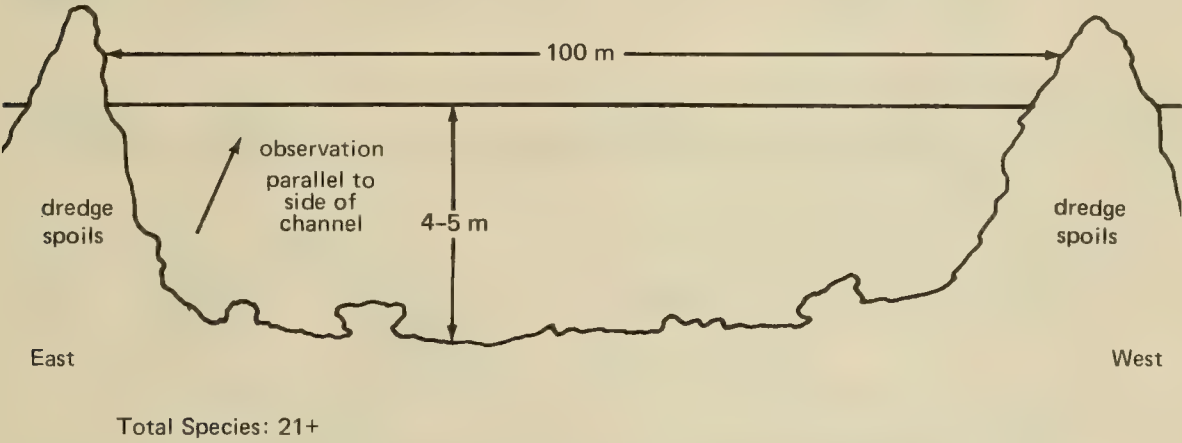
Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus glaucopareius</i>	10	23
<i>Acanthurus lineatus</i>	25	23
<i>Acanthurus triostegus</i>	> 100	15
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	> 100	25
<i>Acanthurus</i> spp. (2)	> 200	18
<i>Adioryx spinifer</i>	5	20
<i>Amphiprion chrysopterus</i>	10	10
<i>Anampses caeruleo punctatus</i>	3	10
<i>Anyperodon leucogrammicus</i>	7	28
<i>Aprion virescens</i>	2	25
<i>Balistapus undulatus</i>	6	20
<i>Balistoides flavimarginatus</i> (?)	3	76
<i>Canthigaster solandri</i>	1	8
<i>Caranx melampygus</i>	> 30	36
<i>Carcharinus melanopterus</i>	4	102
<i>Centropyge flavissimus</i>	12	10
<i>Cephalopholis argus</i>	15	30
<i>Cephalopholis urodelus</i>	8	25
<i>Chaetodon auriga</i>	15	20
<i>Chaetodon bennetti</i>	25	18
<i>Chaetodon ephippium</i>	5	18
<i>Chaetodon lunula</i>	10	20
<i>Chaetodon meyeri</i>	4	18
<i>Chaetodon semeion</i>	2	18
<i>Chaetodon trifasciatus</i>	6	18
<i>Chaetodon ulietensis</i>	12	18
<i>Cheilinus undulatus</i>	5	76
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>	6	8
<i>Chromis caeruleus</i>	> 300	6
<i>Chromis margaritifer</i>	> 100	5
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	> 100	18
<i>Dascyllus aruanus</i>	> 50	6
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	6	10
<i>Epibolus insidiator</i>	10	20
<i>Epinephelus merra</i>	12	25
<i>Epinephelus microdon</i>	8	61
<i>Gnathanodon speciosus</i>	2	64
<i>Gomphosus varius</i>	6	10
<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>	3	97
<i>Gymnothorax pictus</i>	2	89
<i>Hemigymnus melapterus</i>	3	18
<i>Hemiramphidae</i> sp.	50	30
<i>Heniochus permutatus</i>	10	18
<i>Heniochus varius</i>	12	15
<i>Labridae</i> spp. (3)	> 75	13
<i>Labroides bicolor</i>	1	9
<i>Labroides dimidiatus</i>	5	10
<i>Labroides rubrolabiatus</i>	2	10

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Lethrinus</i> spp. (2)	6	36
<i>Lutjanus bohar</i>	8	41
<i>Lutjanus monostigma</i>	12	36
<i>Megaprotodon strigangulus</i>	8	18
<i>Monotaxis grandoculis</i>	15	23
<i>Naso brevirostris</i>	20	25
<i>Paracirrhites arcatus</i>	10	15
<i>Parupeneus bifasciatus</i>	3	20
<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	> 25	8
<i>Pomacentrus coelestis</i>	> 30	8
<i>Pomacentrus nigricans</i>	> 100	10
<i>Pterois antennata</i>	8	18
<i>Pygoplites diacanthus</i>	1	20
<i>Scarus ghobban</i>	20	38
<i>Scarus frenatus</i>	15	23
<i>Scarus pectoralis</i>	30	36
<i>Scarus sordidus</i>	> 25	15
Scaridae spp. (2)	> 100	20
<i>Sufflamen chrysopterus</i>	8	13
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	> 300	8
<i>Thalassoma hardwickei</i>	10	20
<i>Thalassoma lunare</i>	8	20
<i>Zanclus canescens</i>	12	18
<i>Zebrasoma scopas</i>	6	15

Fish Observation, dredge channel, lagoon: FO 020044

Surveyed: 7 Dec 73, 1135-1150 hours. Tide: near slack, high-low (21 cm) at 0955 hours. HIV: 10 m. Observation length: 30 m.

Observation area general description: Dredged channel approximately 100 m wide and 600 m long. Southwestern end 300 m from mouth of main lagoon pass. Subjected to tidal currents in excess of 5 knots. Average depth 5-6 m. Bottom primarily of dead coral rubble (to boulder size) with >10% live coral coverage. Predominant coral types: *Pocillopora*, *Montipora*, *Halomitra*. Elongate dredge spoil island along both sides of channel. Observation track parallel with western side of channel.

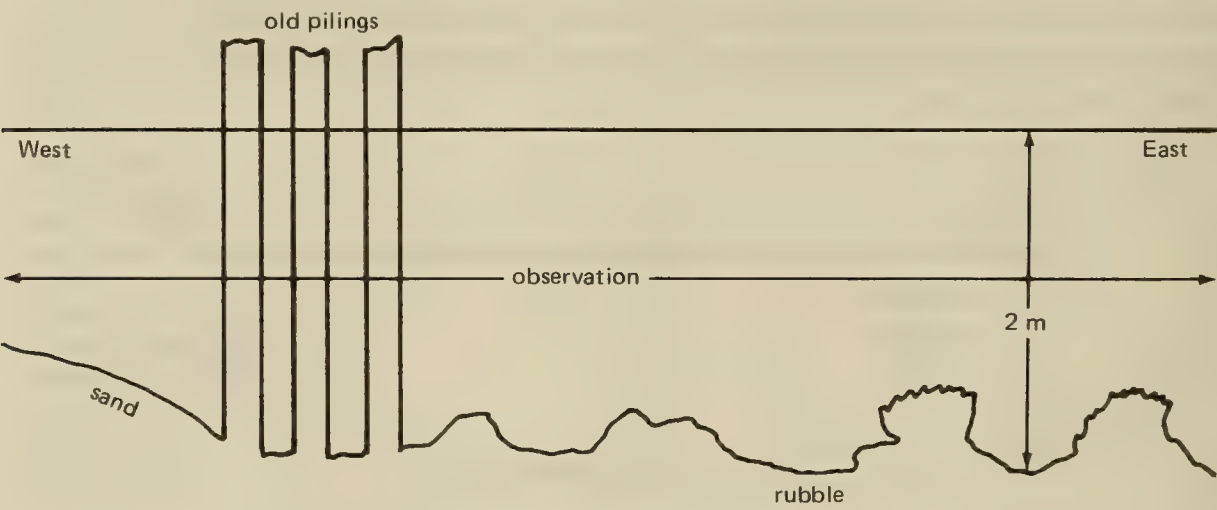


Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus</i> sp.	> 500	15
<i>Adioryx spinifer</i>	2	20
<i>Balistes undulatus</i>	1	20
<i>Centropyge flavissimus</i>	10	9
<i>Chaetodon auriga</i>	2	20
<i>Chaetodon trifasciatis</i>	1	18
<i>Ctenochaetus striatus</i>	> 100	13
<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>	1	114
Labridae spp. (3)	> 500	13
<i>Myripristis murdjan</i>	25	18
<i>Pomacentrus nigricans</i>	> 50	10
<i>Scarus frenatus</i>	25	18
<i>Scarus ghobban</i>	30	25
<i>Scarus sordidus</i>	40	13
<i>Scarus</i> spp. (2)	> 200	20
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	> 150	8
<i>Zanclus canescens</i>	4	18
<i>Zebrasoma scopas</i>	2	20

Fish Observation, seaplane moorage, lagoon: FO 020056

Surveyed: 2 Dec 73, 1405–1415 hours. Tide: outgoing to high–low (0.5 m) at 1819 hours. HIV: 6.5 m. Observation track length: 50 m.

Observation area general description: Dredged bottom immediately offshore between two artificial rock groins (abandoned sea-plane docks). Bottom primarily of coral rubble and concrete block debris. Live coral sparse, predominantly *Pocillopora*.



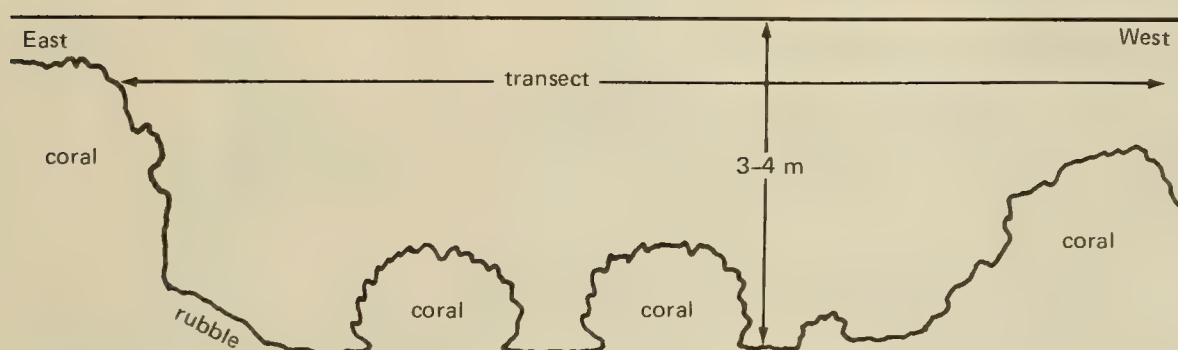
Total Species: 20+

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Abudefduf glaucus</i>	10	10
<i>Abudefduf phoenixensis</i>	4	9
<i>Abudefduf sordidus</i>	> 50	13
<i>Acanthurus triostegus</i>	> 40	13
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	12	23
<i>Caranx melampygus</i>	3	28
<i>Chaetodon auriga</i>	2	15
<i>Chaetodon lunula</i>	5	13
<i>Chelon vaigiensis</i>	2	23
<i>Epinephelus merra</i>	3	15
<i>Flammeo sammara</i>	1	15
<i>Lutjanus fulvus</i>	5	23
<i>Mulloidichthys samoensis</i>	> 40	25
<i>Pomacentrus albofasciatus</i>	> 50	6
<i>Pomacentrus nigricans</i>	> 30	10
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	10	14
<i>Scarus</i> spp. (3)	> 25	13
<i>Stethojulis balteat</i>	> 30	10

Fish Transect, Coral Gardens, lagoon: FT 021046

Surveyed: 30 Nov 73, 1135–1155 hours. Tide: outgoing to high–low (0.5 m) at 1619 hours. HIV: 15 m. Transect length: 30 m.

Transect general description: An area of abundant and large patch reefs approximately 500 m east of the south lagoon pass. From the edge of the patch reef area toward the pass the bottom becomes more uniform in depth (approximately 3–4 m) and coral rubble bottom becomes more prevalent as the pass is approached. The transect line follows the reef edge to coral rubble gradient and is an area subjected to tidal currents of >2 knots. Bottom generally of large dead coral masses covered with approximately 30% live coral and 20% coral rubble. One large anemone. Dominant coral types: *Pocillopora*, *Millepora*, *Halomitra*, *Porites*, *Herpolitha*, *Fungia*.



Total Species: 62+, also sighted: 2 turtles (76 cm and 100 cm carapace lengths)

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Adioryx caudimaculata</i>	2	20
<i>Adioryx spinifer</i>	2	18
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	6	20
<i>Acanthurus</i> sp.	40	15
<i>Amphiprion chrysopterus</i>	6	10
<i>Anyperodon leucogrammicus</i>	3	23
<i>Balistapus undulatus</i>	3	15
<i>Calotomus</i> sp.	9	18
<i>Caranx melampygus</i>	20	36
<i>Centropyge flavissimus</i>	28	9
<i>Cephalopholis argus</i>	2	20
<i>Chaetodon auriga</i>	2	15
<i>Chaetodon bennetti</i>	5	13
<i>Chaetodon trifasciatus</i>	4	15
<i>Chaetodon ulietensis</i>	3	15
<i>Chromis margaritifer</i>	> 100	6
<i>Chromis caeruleus</i>	> 200	6
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	> 60	15

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Gomphosus varius</i>	8	10
<i>Heniochus acuminatus</i>	1	15
Labridae spp. (>2 juv.)	40	10
<i>Labroides dimidiatus</i>	2	10
<i>Labroides rubrolabiatus</i>	3	9
<i>Lutjanus bohar</i>	2	46
<i>Megaprotodon strigangulus</i>	1	13
<i>Myripristis amaenus</i>	> 10	18
<i>Myripristis murdjan</i>	> 25	18
<i>Myripristis</i> sp.	2	18
<i>Naso brevirostris</i>	12	25
<i>Paracirrhites forsteri</i>	6	13
<i>Paracirrhites xanthus</i>	2	10
<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	16	6
<i>Pomacentrus coelestis</i>	> 25	8
<i>Pomacentrus nigricans</i>	36	10
<i>Scarus sordidus</i>	7	15
<i>Scarus</i> sp. (juv.)	> 30	13
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	> 120	8
<i>Thalassoma hardwickei</i>	6	18
<i>Thalassoma</i> spp. (2)	> 50	10
<i>Zebrasoma scopas</i>	2	10

Other species sighted in area adjacent to
transect area on 20 Nov 73 observation:

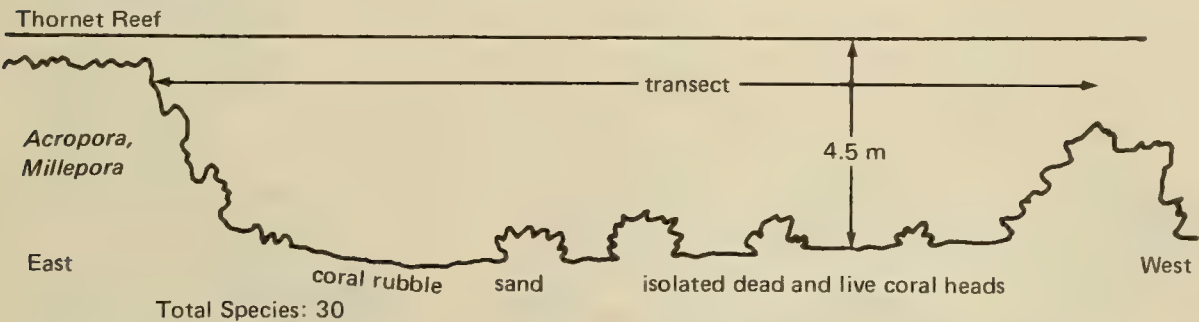
Acanthurus triostegus
Aprion virescens
Balistidae sp. (>50 cm)
Chaetodon ephippium
Chaetodon lunula
Chaetodon meyeri
Chaetodon unimaculatus
Cheilinus undulatus
Epibulus insidiator
Hemiramphidae sp.
Heniochus permutatus
Kyphosus cineracens
Lethrinus sp.
Lutjanus fulvus
Lutjanus monostigma
Monotaxis grandolulis
Pygoplites diacanthus
Scarus spp. (adults)
Thalassoma lunare

Also sighted: 2 turtles (76 cm and 100 cm carapace lengths)

Fish Transect, Thornet Reef, lagoon: FT 023038

Surveyed: 30 Nov 73, 1012–1050 hours. Tide: incoming to low–high (0.9 m) at 1044 hours. HIV: 15–18 m. Transect length: 30 m.

Transect general description: Patch reef area approximately 800 m east of main wharf area and 300 m from dredged turning basin. Depths in surrounding area 4.5 to 9 m with coral pinnacles and patch reefs of 3 to 15 m diameter rising to within a few feet of the surface. Bottom generally of sand or sand and coral rubble. Dominant coral types: *Acropora*, *Pocillopora*, and *Millepora*. This area was subjected to tidal currents of approximately 1 knot during incoming tides.

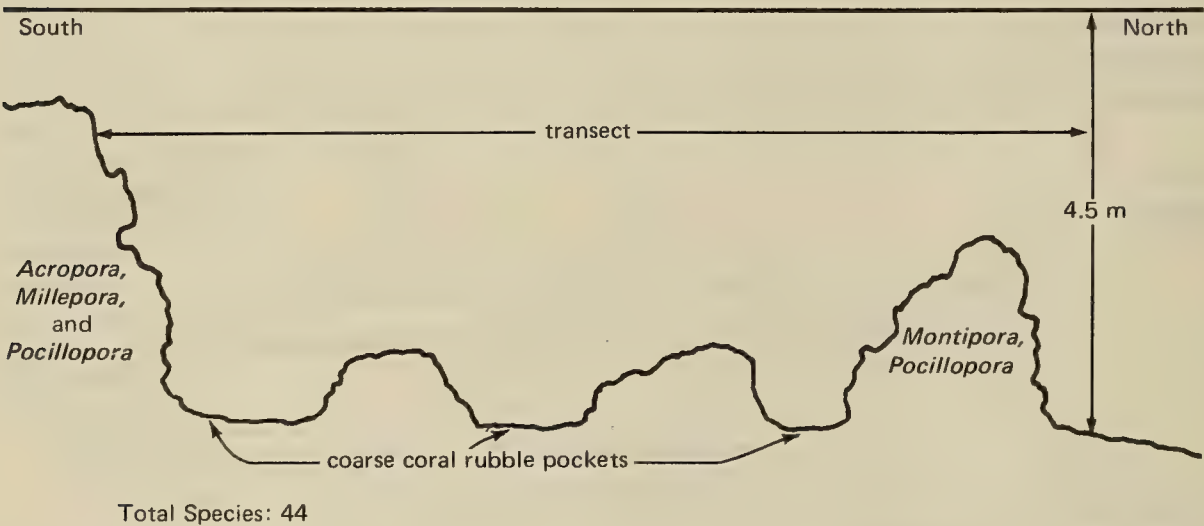


Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus lineatus</i>	1	20
<i>Acanthurus</i> sp. (new species–Randall)	> 725	18
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	10	25
<i>Centropyge bicolor</i>	2	9
<i>Centropyge flavissimus</i>	6	10
<i>Cephalopholis argus</i>	2	20
<i>Cephalopholis urodelus</i>	1	10
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>	5	6
<i>Chromis caeruleus</i>	> 100	5
<i>Chromis margaritifer</i>	> 50	6
<i>Dascyllus aruanus</i>	> 80	5
<i>Epinephelus merra</i>	1	15
Gobiidae spp. (3)	> 100	5
<i>Gomphosus varius</i>	4	9
Labridae spp. (3)	30	10
<i>Megaprotodon strigangulus</i>	1	13
<i>Monotaxis grandoculis</i>	5	13
<i>Paracirrhites forsteri</i>	3	13
<i>Parupeneus barberinus</i>	1	18
<i>Pomacentrus nigricans</i>	45	9
<i>Scarus frenatus</i>	> 40	10
<i>Scarus ghobban</i>	4	25
<i>Scarus sordidus</i>	> 25	13
<i>Scomberoides sancti-petri</i>	5	25
<i>Sufflamen chrysopterus</i>	3	11
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	> 100	8

Fish Transect, **Thornet Reef II, lagoon**: FT 023038

Surveyed: 4 Dec 73, 0935–0950 hours. Tide: incoming to high–high (1 m) at 1415 hours. HIV: 10 m. Transect length: 30 m.

Transect general description: Same as 30 Nov 73, FT 023038, except this transect aligned on a north–south orientation. Dominant coral types: *Acropora*, *Pocillopora*, *Montipora*.



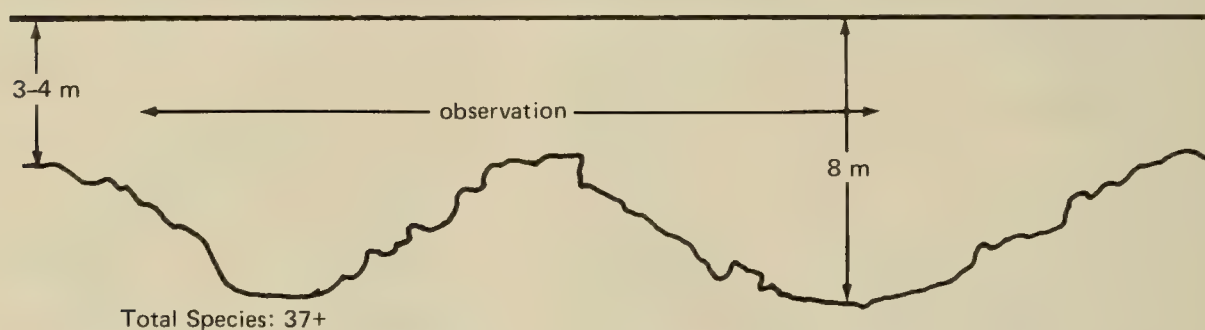
Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus glaucopareius</i>	6	20
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	3	20
<i>Amphiprion chrysopterus</i>	12	20
<i>Amphiprion</i> sp.	2	6
<i>Centropyge flavissimus</i>	6	9
<i>Cephalopholis argus</i>	1	20
<i>Cephalopholis urodelus</i>	2	20
<i>Chaetodon bennetti</i>	2	15
<i>Chaetodon kleini</i>	2	13
<i>Chaetodon trifasciatis</i>	3	13
<i>Chaetodon ulietensis</i>	4	13
<i>Cheilinus undulatus</i>	1	76
<i>Chromis caeruleus</i>	50	6
<i>Chromis margaritifer</i>	> 25	8
<i>Chromis</i> sp.	> 50	5
<i>Cirrhitidae</i> sp.	1	10
<i>Ctenochaetus</i> sp.	7	13
<i>Dascyllus aruanus</i>	> 100	5
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	2	25

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Epinephelus merra</i>	1	15
Gobiidae spp. (2)	> 50	5
<i>Gomphosus varius</i>	2	10
<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>	1	122
<i>Labroides dimidiatus</i>	5	11
<i>Labroides rubrolabiatus</i>	2	13
Labridae sp. (juv.)	3	10
<i>Monotaxis grandoculis</i>	2	15
<i>Paracirrhites forsteri</i>	4	14
<i>Parupeneus barberinus</i>	5	18
<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	4	9
<i>Pomacentrus coelestis</i>	6	6
<i>Pomacentrus nigricans</i>	> 100	10
<i>Scarus frenatus</i>	> 25	13
<i>Scarus sordidus</i>	> 25	13
<i>Scarus</i> spp. (2)	> 20	20
<i>Stethojulis balteata</i>	2	8
Syngnathidae sp.	1	9
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	> 100	8
<i>Thalassoma hardwickei</i>	5	18
<i>Thalassoma lunare</i>	7	15
<i>Zanclus canescens</i>	4	15
<i>Zebrasoma scopas</i>	2	15

Fish Observation, southwest lagoon: FO 024053

Surveyed: 6 Dec 73, 1445–1500 hours. Tide: incoming to high–high (1.2 m) at 1641 hours. HIV: 15 m. Observation track length: 30 m.

Observation area general description: 600 m east of shoreline point between old Pan Am hotel and northernmost seaplane ramp. Water 3 to 8 m deep. Bottom with large ravines (3–5 m deep and 25–30 m across) with lengths running east–west. Extensive and diverse coral coverage (estimated >30% of bottom covered). Predominant coral types: *Pocillopora*, *Montipora*, *Porites*, *Pavona*, and *Acropora*.

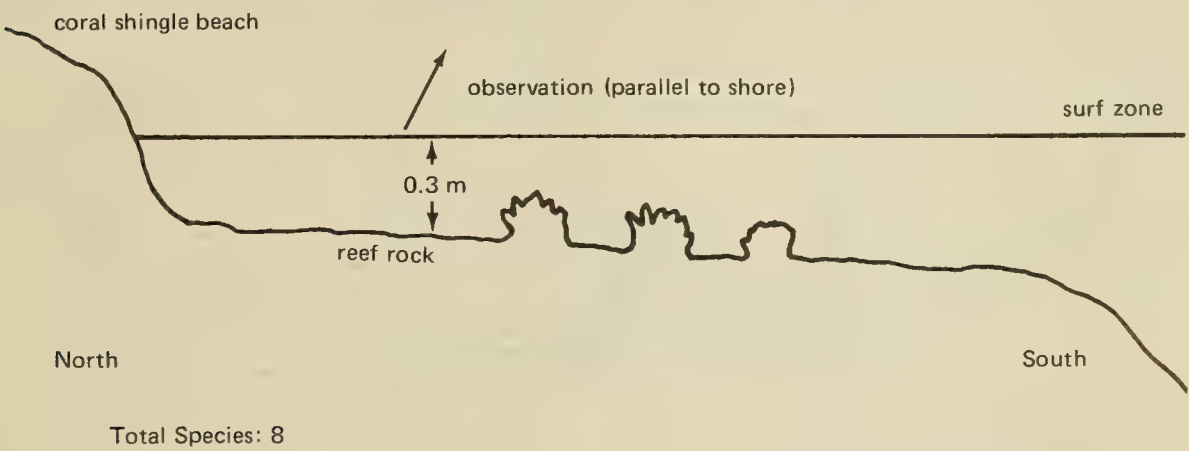


Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus</i> spp. (2)	> 50	15
<i>Centropyge flavissimus</i>	20	10
<i>Cephalopholis argus</i>	10	36
<i>Chaetodon auriga</i>	10	18
<i>Chaetodon kleini</i>	2	15
<i>Chaetodon lunula</i>	3	15
<i>Chaetodon trifasciatus</i>	4	18
<i>Chaetodon ulietensis</i>	12	15
<i>Chanos chanos</i>	> 40	64
<i>Cheilinus undulatus</i>	5	64
<i>Chromis caeruleus</i>	> 300	5
<i>Chromis margaritifer</i>	> 50	5
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	> 100	13
<i>Dascyllus aruanus</i>	30	5
<i>Epibolus insidiator</i>	5	25
<i>Epinephelus merra</i>	10	20
<i>Epinephelus microdon</i>	2	64
<i>Gomphosus varius</i>	5	10
<i>Gracila albomarginata</i>	1	18
<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>	3	102
<i>Heniochus acuminatus</i>	> 40	18
Labridae spp. (2)	> 100	10
<i>Labroides dimidiatus</i>	5	10
<i>Labroides rubrolabiatus</i>	4	10
Lutjanidae spp. (2)	6	25
<i>Megaprotodon strigangulus</i>	2	18
<i>Myripristis</i> spp. (2)	> 20	18
<i>Plectroglyphidodon dickii</i>	30	8
<i>Pomacentrus nigricans</i>	> 50	10
<i>Scarus</i> spp. (2)	> 50	20
<i>Thalassoma amblycephalus</i>	> 200	8
<i>Zanclus canescens</i>	5	15

Fish Observation, southwest ocean reef: FO 027067

Surveyed: 2 Dec 73, 1500–1510 hours. Tide: outgoing to high–low (0.5 m) at 1819 hours. HIV: 9 m. Observation track length: 60 m.

Observation area general description: Ocean reef intertidal shallows, approximately 0.3 m deep. Bottom of shallow gullied reef rock; coral sparse, predominantly small, isolated *Pocillipora* heads. Observation track parallel to shoreline, about 12 m from shore.

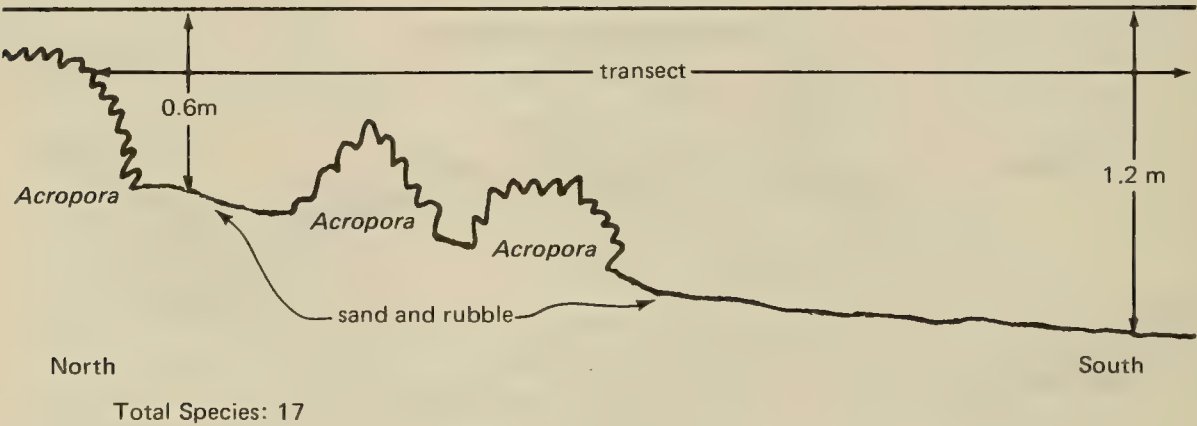


Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Abudefduf glaucus</i>	5	10
<i>Acanthurus triostegus</i>	> 30	13
Carangidae sp.	2	25
<i>Carcharinus melanopterus</i>	4	61
<i>Kuhlia</i> sp.	> 50	18
Lutjanidae sp.	> 100	8
<i>Lutjanus bohar</i>	2	25
<i>Thalassoma hardwickei</i>	3	13 ^

Fish Transect, east runway end, lagoon: FT 041014

Surveyed: 1 Dec 73, 1505–1515 hours. Tide: outgoing to high–low (0.5 m) at 1720 hours. HIV: 2 m. Transect length: 30 m.

Transect general description: On sandy shelf approximately 200 m offshore and 1500 m southeast of east end of main runway. 30 m to the south the bottom begins to drop off steeply to the deeper lagoon water (4.5 m). North end of transect is in a shallow stand of *Acropora formosa* coral; the southern 250 m of the transect is over bottom of sand and shell and coral rubble. All fish except gobies were sighted in the northern 10 m of transect.



Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	20	20
<i>Amblygobius phalaena</i>	1	6
<i>Chaetodon auriga</i>	1	18
<i>Chromis caeruleus</i>	40	5
<i>Ctenochaetus striatus</i>	1	13
<i>Epinephelus merra</i>	1	10
<i>Flammeo sammara</i>	4	11
Gobiidae sp.	2	6
Labridae sp.	5	3
<i>Lutjanus fulvus</i>	> 150	23
<i>Lutjanus kasmira</i>	12	18
<i>Pomacentrus nigricans</i>	3	10

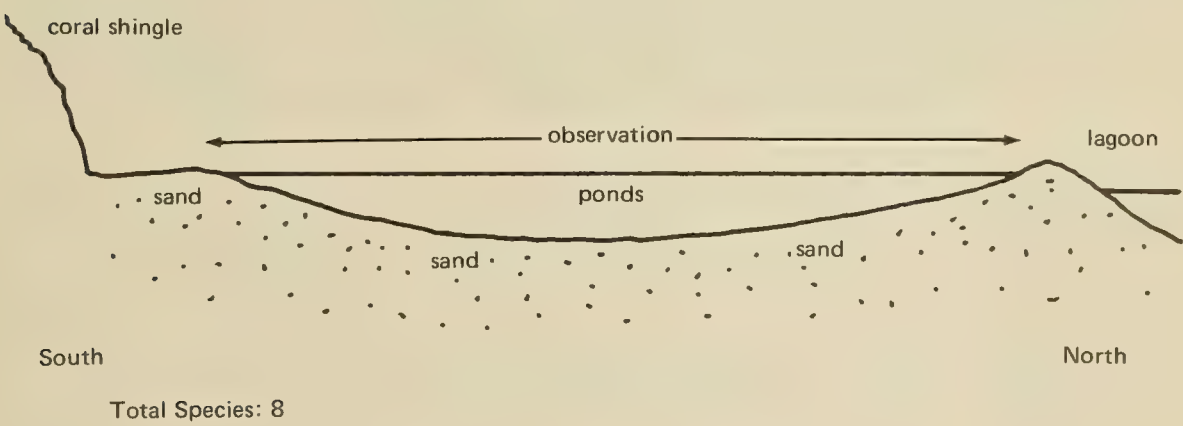
Other species sighted adjacent to area shoreward of transect site on 2 Dec 73 observations:

- Albula vulpes*
- Arothron hispidus*
- Balistidae sp.
- Chelon vaigiensis*
- Crenimugil crenilabis*

Fish Observation, palm tree row intertidal pond: FO(w) 041063

Surveyed: 2 Dec 73, 1515–1530 hours. Tide: outgoing to high–low (0.5 m) at 1819 hours. HIV: Not determined. Observation track length: 200 m (waded).

Observation area general description: An intertidal pond complex of approximately 300 m by 400 m. Average depth when surveyed was about 20–25 cm. All bottom of sand with sparse coral rubble; no live coral. Located on south-western shore of lagoon-side slightly to west of “fisherman’s shack.” Thin layer of algae covering about 40% of pond bottoms.



Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Abudefduf sordidus</i>	2	13
<i>Arothron hispidus</i>	> 40	15
<i>Carcharinus melanopterus</i>	7	66
<i>Chelon vaigiensis</i>	> 300	18
<i>Crenimugil crenilabis</i>	> 300	20
<i>Epinephelis merra</i>	1	15
<i>Gymnothorax pictus</i>	1	61
<i>Lutjanus fulvus</i>	2	18

Also sighted *Calappa hepatica* (box crabs), about 6 individuals with a mean carapace width of 9 cm.

Fish Observation, **palm tree row, ocean reef**: FO 041065

Surveyed: 2 Dec 73, 1530–1540

All conditions similar to **southwest ocean reef**: FO 027067

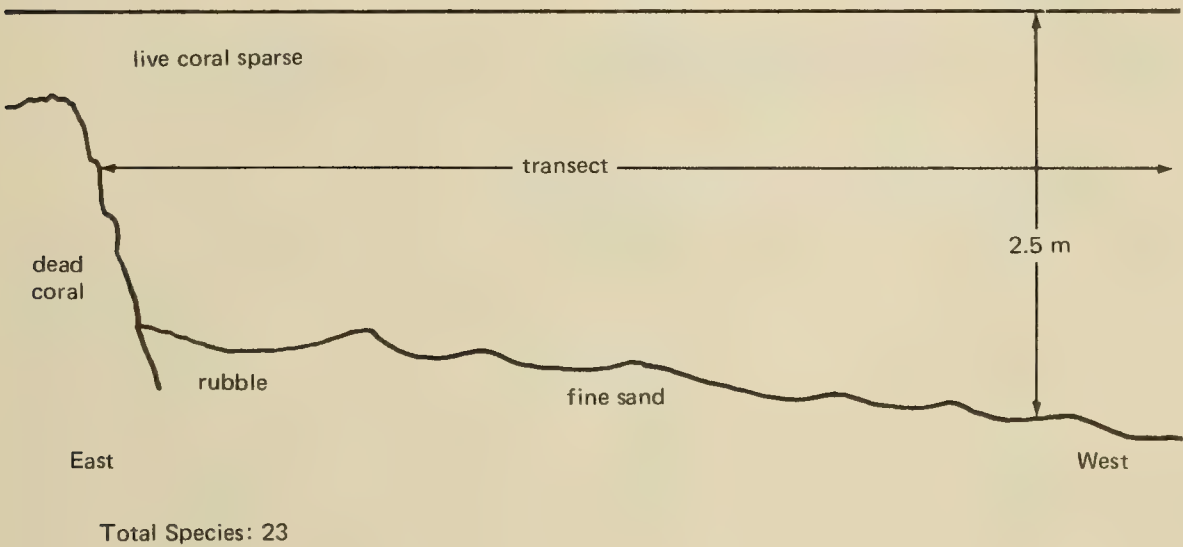
Total species: 4+

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
Carangidae sp.	4	69
<i>Carcharinus melanopterus</i>	3	25
Labridae spp. (2)	> 50	8

Fish Transect, dredge spoil island, central lagoon: FT 044048

Surveyed: 30 Nov 73, 1530–1600 hours. Tide: outgoing to high–low (0.5 m) at 1619 hours. HIV: 2–4 m. Transect length: 30 m.

Transect general description: Southern tip of a linear reef which terminates at a dredge spoil island about 200 m to the south and extends approximately 3000 m to the north. Live coral is very sparse (covering less than an estimated 5% of hard surface), and a brownish (blue-green?) algae covered substantial areas of the reef flat shallows. A major portion of the reef appeared to be undergoing active siltation. Many holothurians on base of reef slope and on fine-sand bottom. 90% of fish limited to reef and rubble area. Transect on leeward side of reef, and under most conditions this area is upwind of the dredge spoil island (which is heavily populated by birds). No obvious tidal currents. Dominant coral types: *Millepora*, *Porites*, *Pocillopora*.



Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	2	15
Balistidae sp.	3	46
<i>Chaetodon ephippium</i>	1	18
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>	4	5
<i>Chromis caeruleus</i>	6	6
<i>Epinephelus merra</i>	6	15
Gobiidae sp.	> 20	5
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	2	15

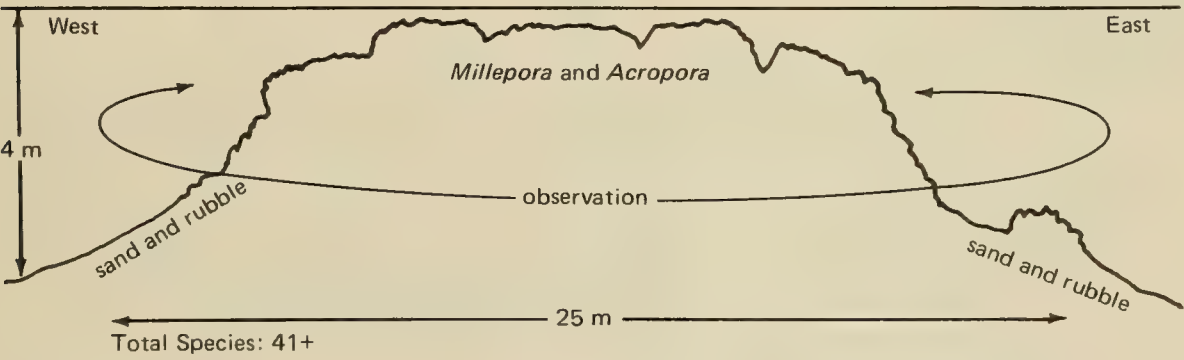
Fish observed off transect on adjacent reef flats (15 species):

Species	Number of individuals		Estimated average length (cm)
<i>Acanthuridae</i> sp.	>	30	20
<i>Amblygobius phalaena</i>		1	8
<i>Arothron hispidus</i>		1	46
<i>Balistoides viridescens</i> (?)		2	20
<i>Caranx melampygus</i>		1	51
<i>Chaetodon auriga</i>		3	18
<i>Chaetodon lunula</i>		2	18
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>		2	5
<i>Chromis caeruleus</i>	>	50	5
<i>Dascyllus aruanus</i>		30	5
<i>Kyphosus cinerascens</i>		2	25
<i>Myripristis</i> sp.		5	15
<i>Pomacentrus coelestis</i>		25	6
<i>Pomacentrus nigricans</i>	>	30	8
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>		2	15

Fish Observation, linear reef, central lagoon: FO 061041

Surveyed: 6 Dec 73, 1234–1330 hours. Tide: incoming to high–high (1.1 m) at 1553 hours. HIV: 4.5–5.5 m. Observation track length: 30 m.

Observation area general description: Portion of one of the main line reef complexes. Area surveyed approximately 25 m wide by 20 m long. *Millepora* and *Acropora* extremely abundant, covering more than 80% of the bottom. down to approximately 3 m. Sand and coral rubble mound on deeper bottom. Slight current (½ knot) heading east.



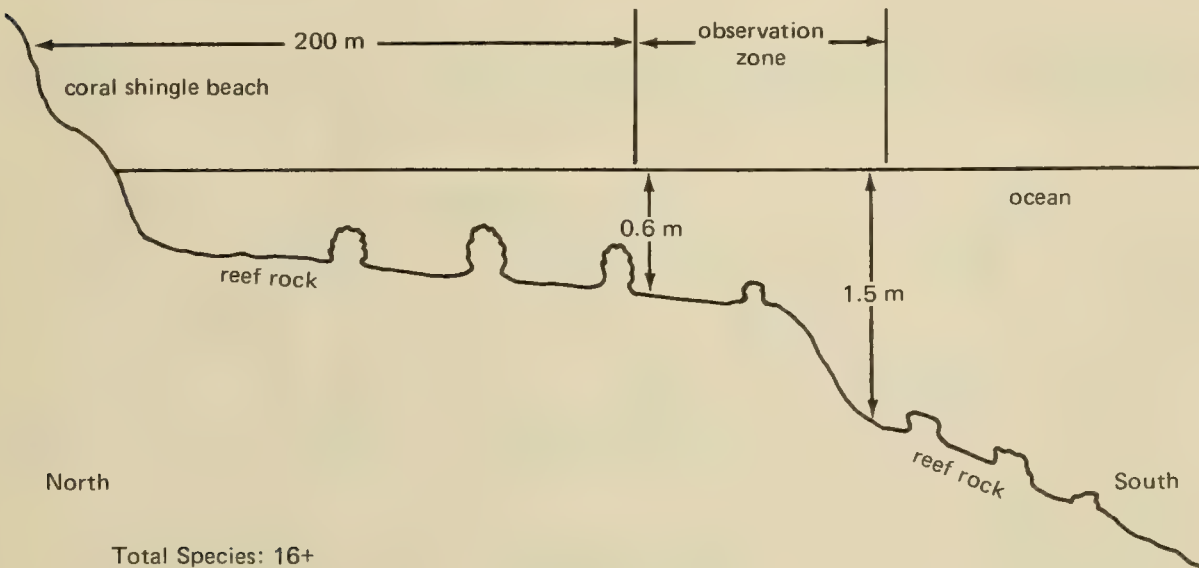
Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus</i> spp. (3)	> 200	18
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	> 200	46
<i>Adioryx spinifer</i>	4	41
<i>Balistoides viridescens</i>	4	25
<i>Caranx melampygus</i>	> 12	61
<i>Chaetodon auriga</i>	10	18
<i>Chaetodon ephippium</i>	2	18
<i>Chaetodon lunula</i>	6	15
<i>Chaetodon trifasciatus</i>	4	15
<i>Chaetodon ulietensis</i>	8	15
<i>Cheilinus undulatus</i>	2	41
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>	6	8
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	> 150	13
<i>Epibulus insidiator</i>	12	18
<i>Epinephelus merra</i>	5	25
<i>Epinephelus microdon</i>	8	51
<i>Flammeo sammara</i>	25	15
<i>Gnathodentex aureolineatus</i>	> 200	18
<i>Heniochus acuminatus</i>	> 40	18
<i>Heniochus permutatus</i>	> 20	15
<i>Heniochus varius</i>	> 10	15
<i>Lethrinus</i> sp.	12	30
<i>Lutjanus bohar</i>	> 50	36
<i>Lutjanus fulvus</i>	> 300	23

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Lutjanus kasmira</i>	> 200	23
<i>Lutjanus monostigma</i>	> 75	23
<i>Megaprotodon strigangulus</i>	6	18
<i>Monotaxis grandoculis</i>	30	18
<i>Mulloidichthys auriflamma</i>	> 200	30
<i>Mulloidichthys samoensis</i>	> 200	30
<i>Myripristis kuntee</i>	> 10	18
<i>Myripristis</i> spp. (2)	> 50	18
<i>Pomacentrus coelestis</i>	15	8
<i>Pomacentrus nigricans</i>	> 100	8
<i>Scarus</i> spp. (2)	> 30	25
<i>Zebrasoma veliferum</i>	6	15
<i>Zanclus canescens</i>	5	18

Fish Observation, south central ocean reef: FO 064071

Surveyed: 2 Dec 73, 1630–1645 hours. Tide: outgoing to high–low (0.5 m) at 1819 hours. HIV: 15 m. Observation track length: 15 m.

Observation area general description: Seaward edge of 200-m-wide reef shelf (in surf zone). Depth increasing from intertidal zone (0.6 m) to about 1.5 m. Bottom of gullied beach rock with sparse live coral, mostly small, isolated *Pocillopora* heads. Observation track perpendicular to shoreline. Numerous sea urchins (*Echinometra* sp.) in surf zone.

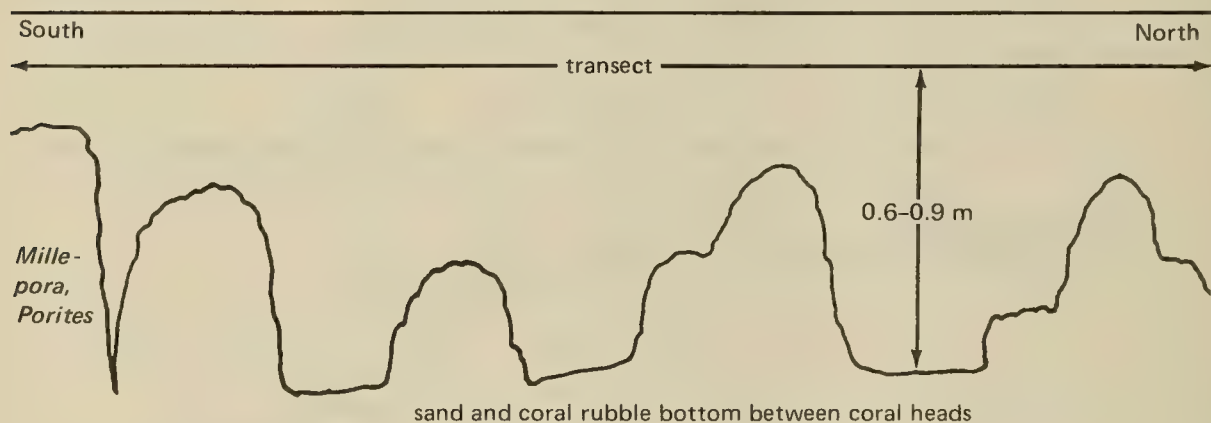


Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Abudefduf imparipennis</i>	10	5
<i>Abudefduf phoenixensis</i> (?)	1	8
<i>Abudefduf sordidus</i>	> 20	15
<i>Acanthurus achilles</i>	> 40	25
<i>Acanthurus glaucopareius</i>	> 12	23
<i>Acanthurus lineatus</i>	> 20	23
<i>Acanthurus triostegus</i>	> 30	13
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	> 20	23
<i>Acanthurus</i> spp. (>2)	> 40	23
<i>Adioryx lacteoguttatus</i>	1	10
<i>Kyphosus cinerascens</i>	15	46
<i>Pomacentrus</i> sp. (yellow)	1	9
<i>Rhinecanthus rectangulatus</i>	10	10
<i>Scarus</i> spp. (2)	> 30	30

Fish Transect, south fisherman's shack, lagoon: FT 0660066

Surveyed: 3 Dec 73, 1345–1355 hours. Tide: outgoing from high–high (0.9 m) at 1322 hours. HIV: 3 m. Transect length: 30 m.

Transect general description: Patch of coral (about 30 m in diameter) on shallow sand shelf approximately 300 m offshore. *Millepora* covering estimated 30% of bottom; *Porites* (large rounded heads) covering estimated 10% of bottom. Sand bottom very shelly with some coral rubble. Average depth 0.6–0.9 m. More than 20 *Tridacna* sp. along transect, mostly in *Porites* heads, average size 15–20 cm.



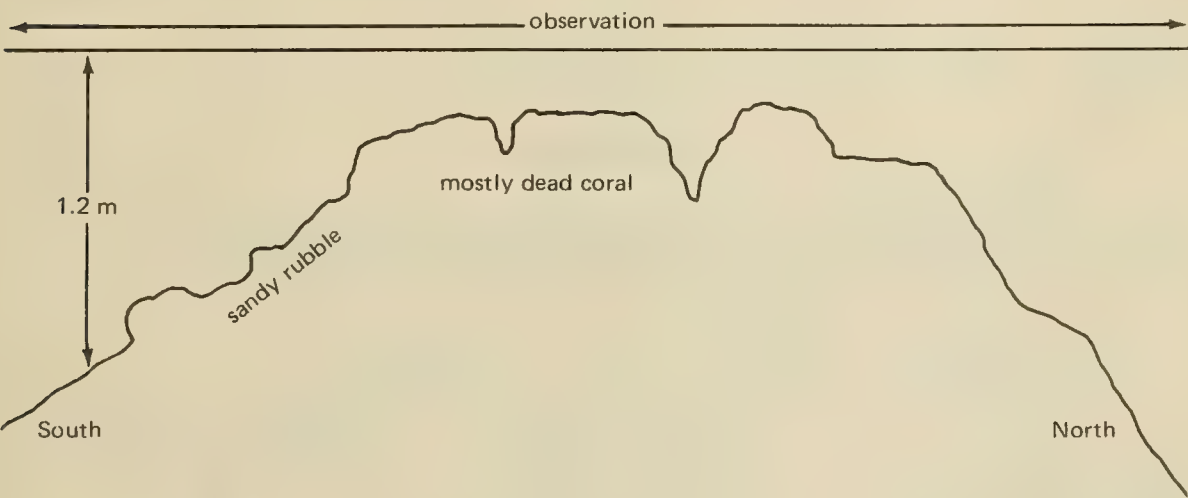
Total Species: 17

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus triostegus</i>	> 40	10
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	> 25	30
<i>Balistoides viridescens</i>	1	25
<i>Chaetodon auriga</i>	> 12	15
<i>Chaetodon ephippium</i>	2	15
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>	3	8
<i>Ctenochaetus striatus</i>	> 30	13
<i>Epinephelus merra</i>	1	15
<i>Flammeo sammara</i>	1	10
Gobiidae sp.	6	8
Labridae sp. (juv.)	20	8
<i>Lutjanus fulvus</i>	> 14	20
<i>Lutjanus kasmira</i>	6	20
<i>Monotaxis grandoculis</i>	1	18
<i>Pomacentrus nigricans</i>	3	10
<i>Pomacentrus</i> sp. (yellow)	1	8
<i>Rhinecanthus aculeatus</i>	2	15

Fish Observation, east central lagoon: FO 085053

Surveyed: 6 Dec 73, 1134–1150 hours. Tide: incoming to high–high (1.2 m) at 1553 hours. HIV: 0.9–1.2 m. Observation track length: 30 m.

Observation area general description: 550 m southwest of shoreline point, half-way between north and south poles on southeast shore. Small patch reef (about 15 m in diameter) mostly of dead coral surrounded by sandy rubble. Live coral >5%. Predominant coral types: *Porites* and *Favia*; no *Acropora*. Many large holothurians; more than 20 *Tridacna maxima*.



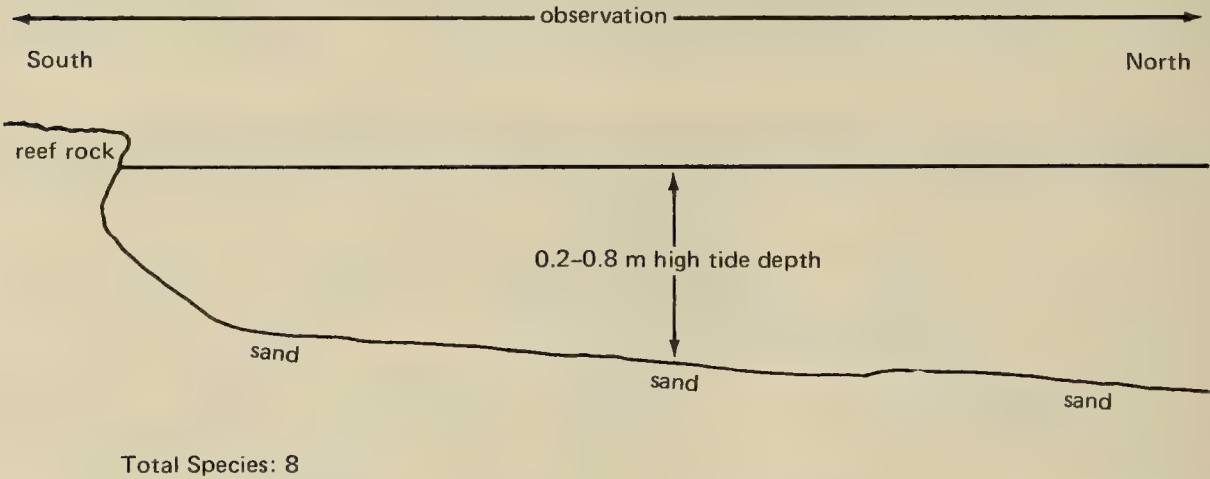
Total Species: 10

Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	25	20
<i>Arothron hispidus</i>	2	46
<i>Chaetodon auriga</i>	8	13
<i>Chaetodon ephippium</i>	2	18
<i>Chaetodon ulietensis</i>	1	10
<i>Cheilodipterus quinquelineata</i>	1	10
<i>Ctenochaetus strigosus</i>	5	13
<i>Epinephelus merra</i>	2	15
Gobiidae sp.	6	8
<i>Lutjanus fulvus</i>	12	18

Fish Observation, south tide flats, lagoon: FO(w) 104094

Surveyed: 5 Dec 73, 1500–1515 hours. Tide: slack at high–high (1.1 m) at 1434 hours. HIV: not estimated. Observation track length: about 30 m.

Observation area general description: Sandy near-shore shallows; dry at low tide. No coral; many *Cerithium* shells (live and dead). Most distant station in site lagoon from main pass.

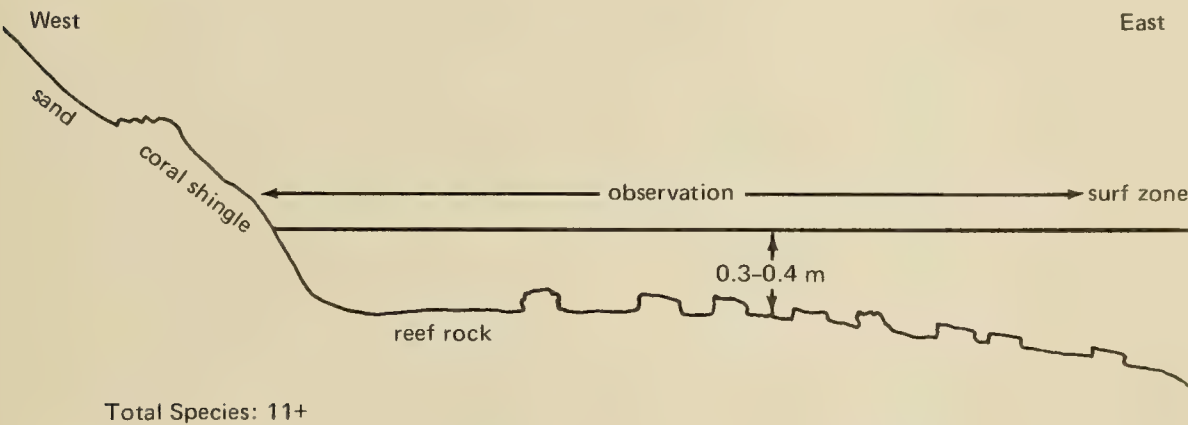


Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Arothron hispidus</i>	10	18
<i>Carcharinus melanopterus</i>	5	61
<i>Chelon vaigiensis</i>	> 20	15
<i>Crenimugil crenilabis</i>	> 15	18
Dasyatidae sp.	1	76
Mullidae spp. (2)	> 25	25
Gobiidae sp.	> 50	5

Fish Observation, alpha site, ocean tide flats: FO 108100

Surveyed: 2 Dec 73, 1720–1740 hours. Tide: outgoing to high–low (0.5 m) at 1819 hours. HIV: 15 m +. Observation track length: 100 m.

Observation area general description: A small embayment on the extreme southeastern tip of the island. Bounded to the south by a 100 m+ wide band of dead coral boulders and shingles, bounded to the north only by a slight seaward turn of the coast. Open seaward (east) to the reef shelf edge. Embayment area approximately 100 m by 150 m. Bottom of reef rock with shallow (15–20 cm) ravines. Approximately 10% of bottom covered with loose coral shingle. Coral (small, isolated *Pocillopora* heads) sparse. Average depth 30–40 cm.



Species	Number of individuals	Estimated average length (cm)
<i>Abudefduf amabilis</i>	1	5
<i>Abudefduf imparipennis</i>	12	5
<i>Acanthurus triostegus</i>	> 200	8
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	3	41
<i>Carcharinus melanopterus</i>	1	61
<i>Crenimugil crenilabis</i>	> 100	36
<i>Gymnothorax pictus</i>	1	61
Labridae spp. (2)	> 100	6
<i>Rhinecanthus rectangulatus</i>	10	13
Synodontidae sp.	2	10

MOLLUSCAN DISTRIBUTION PATTERNS AT CANTON ATOLL

by

E. Alison Kay

ACKNOWLEDGMENTS

I am grateful to Dr. James Maragos, Dr. Stephen Smith, and Mr. Eric Guinther for providing the sediment samples for the analyses.

ABSTRACT

Micromollusks in sediment samples from Canton Atoll are described in terms of three assemblages: seaward reef; outer, clear water lagoon; and inner, turbid water lagoon. The seaward reef and outer lagoon assemblages are characterized by low standing crops, high species diversity, and a preponderance of microherbivores, in contrast to the inner lagoon, where there are higher standing crops, lower species diversity, and a strong tendency toward suspension feeding. The dominant gastropods in the lagoon are members of the family Diastomidae, including *Diala flammea* and species of *Obtortio* and *Scaliola*. The dominant bivalves are cardiids. The assemblages at Canton resemble those from Fanning Atoll in general aspects, such as standing crops, species diversity, and trophic structure, but differ noticeably in species composition. Differences in species composition are suggested to be associated with differences in water chemistry.

INTRODUCTION

Analysis of molluscan distribution patterns at Fanning Atoll showed a clear distinction in species composition, species diversity, and standing crops between the seaward reefs and the lagoon (Kay, 1971; Kay and Switzer, 1974). Within the lagoon, differences among the mollusks of the lagoon reef flat, patch reefs, and lagoon floor were also detected, associated with substratum types, water chemistry, and turbidity (Kay and Switzer, 1974). Such patterns are of interest because they provide documentation for present and past ecological parameters of atoll reefs and because they are a source of data for both biogeographical and faunistic studies. In this report, patterns of distribution at Canton Atoll are described and are compared with observations from Fanning Atoll.

METHODS

Mollusks from Canton Atoll were obtained from three series of sediment samples. One sample from the slopes of the seaward reef on the lee of the atoll and six samples from the outer lagoon were obtained by hand retrieval from depths between 6 and 35 m by Dr. J. E. Maragos in September 1973 (M stations, Fig. 41). Nine samples from the inner lagoon were collected by Dr. S. V. Smith from dredge hauls at depths of less than 10 m (CL stations, Fig. 41) in December 1973. Two samples from the outer lagoon and one from a “pond” were provided by Mr. E. B. Guinther (G stations, Fig. 41) in December 1973.

Figure 41. Biotic provinces and micromollusk sample sites.



Mollusks from the sediment samples were obtained by picking shells from standard 25 cm³ volumes under a binocular dissecting microscope. Most of the mollusks retrieved were small, less than 10 mm in greatest diameter, but cardiid bivalves larger than 10 mm also formed a conspicuous component of the assemblages. Species diversity (H), calculated from the function $H = -\sum p_i \log_2 p_i$, and standing crops were obtained for all samples by the methods described in Kay and Switzer (1974). Relative abundance (p_i) values refer to percentage composition of the assemblages.

RESULTS

Ninety species of mollusks were recorded from the samples from Canton Atoll. The samples were divisible into three assemblages, one characteristic of the outer slope of the seaward reef, and two characteristic of the lagoon. One of these was representative of the outer lagoon, the other of the inner lagoon (Fig. 41).

Twenty species were found in the single sample from the slope of the seaward reef at a depth of 35 m. Compared with the samples from the lagoon, this assemblage is characterized by low standing crop and high species diversity (Table 22). Microherbivores predominate, but there is also a high proportion of faunal grazers. Gastropods constitute 93% of the assemblage. The families Cerithiidae, Rissoidae, and Triphoridae are the most abundant, forming 11 to 21% of the assemblage. The bivalves are represented by epifaunal species.

The lagoon is divisible into two sectors on the basis of species composition, standing crop, species diversity, and trophic structure. The outer lagoon stations (M stations and G 1 and 2, Fig. 41) are characterized by lower standing crop, higher species diversity, and a proportionately greater number of faunal grazers than occur in the inner lagoon (Tables 22 and 23). Standing crop averages 9.9 shells per cm³, and the species diversity index ranges from 1.2 to 3.8. Trophic structure is predominantly microherbivore, with a faunal grazer component comparable to that of the outer reef sample.

Forty-nine species were recorded from the stations in the outer lagoon, of which 24 were restricted to this sector of the lagoon. Gastropods constitute 90% to 99% of the assemblages, and bivalves average about 5% of the assemblages. Species composition and relative abundance of the various groups are shown in Table 22 and Fig. 42 and 43. The dominant gastropods are the Diastomidae, represented by four species and comprising an average of 56% of the gastropods in each sample. *Diala flammea*, the most abundant diastomid, is found in all the samples and averages 93% of the diastomids. *Obtortio*

Table 22. Standing crop, species diversity, and relative abundance of the most common micromollusks at Canton Atoll.

Station	M22	G1	G2	M18	M24	M29	M1	M21	M27	CL28	CL29	CL30	CL32	CL16	CL15	CL18	CL12	CL20	G25
No./cm ³	3.9	23.8	17.6	5.4	14	11.2	5.3	15	8	3.2	4.4	21.6	23.3	26.6	1.4	39	2.2	15.4	8.4
Species diversity	3.8	2.3	1.2	3.8	3.1	2.5	3.7	2.8	2.4	3.0	1.4	2.5	2.7	2.4	2.3	2.1	2.3	2.2	3.1
% Gastropods	93	94	99	93	90	95	99	95	95	63	48	56	59	76	69	41	44	97	75
<i>Tricolia</i>	10	-	-	3	-	-	3	1	+	-	-	-	-	-	-	-	12	+	-
<i>Leptothyra</i> spp.	2	5	2	9	5	4	4	3	2	16	7	6	6	1	-	1	-	-	14
<i>Rissoidae</i>	20	9	7	15	10	10	11	7	5	+	-	+	3	2	-	1	-	-	4
<i>Bittium glareosum</i>	21	-	-	15	8	2	28	7	8	-	-	3	+	+	-	1	8	-	3
Diastomidae	1	72	86	27	44	67	17	66	68	41	70	78	82	69	96	87	50	88	72
<i>Diala</i> *	+	95	95	94	93	86	100	87	95	38	35	58	36	21	21	28	50	34	63
<i>Obtortio</i> sp.*	-	2	3	3	3	6	-	3	1	14	8	1	13	4	-	18	-	13	24
<i>Obtortio pupoides</i> *	-	2	3	-	2	2	-	6	2	48	49	39	1	9	12	40	33	39	3
<i>Obtortio sulcifera</i> *	-	+	1	3	2	7	-	4	1	-	8	1	26	-	12	-	-	2	9
<i>Scaliola</i> spp.*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	23	64	54	13	17	12	-
Triphoridae	11	-	-	-	+	+	5	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Cerithiopsidae	2	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Marginellidae	1	+	-	+	+	+	4	+	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pyramidellidae	-	6	3	5	3	7	8	3	3	6	7	5	5	2	4	3	8	-	2
<i>Acteocina</i>	-	5	-	11	14	4	2	6	4	27	1	4	-	2	-	5	17	-	+
% Bivalves	7	6	1	7	10	5	1	5	5	37	52	44	41	24	31	59	56	3	25
<i>Fragum</i> †	-	9	17	44	39	60	-	78	36	93	93	95	99	99	99	99	100	100	2
Tellinidae†	-	89	-	28	50	33	25	-	27	-	5	2	-	-	1	-	-	-	8

*As percent of Diastomidae.
†As percent of bivalves
Note: Species composition is given as percentage composition. + signifies less than 1% of the assemblage.

Table 23. Trophic structure representing averages (in percent) from each area.

Trophic structure*	Seaward reef	Outer lagoon	Inner lagoon
Herbivores	65	66	54
Faunal grazers	25	23	+
Predators/scavengers	—	1	3
Parasites	—	+	2
Suspension feeders	10	10	40

Note: + signifies less than 1% of the assemblages.

*Herbivores include archaeogastropods (*Tricolia*, *Leptothyra*), rissoids, cerithids, diastomids, etc.; faunal grazers include triphorids, cerithiopsids, and marginellids that feed on sponges, etc.; predators/scavengers are columbellids, turrids, and others of the neogastropods, and some opisthobranchs; the pyramidellids are considered parasitic; and suspension or deposit feeders are represented by bivalves.



Figure 42. Relative abundance of bivalves and gastropods.

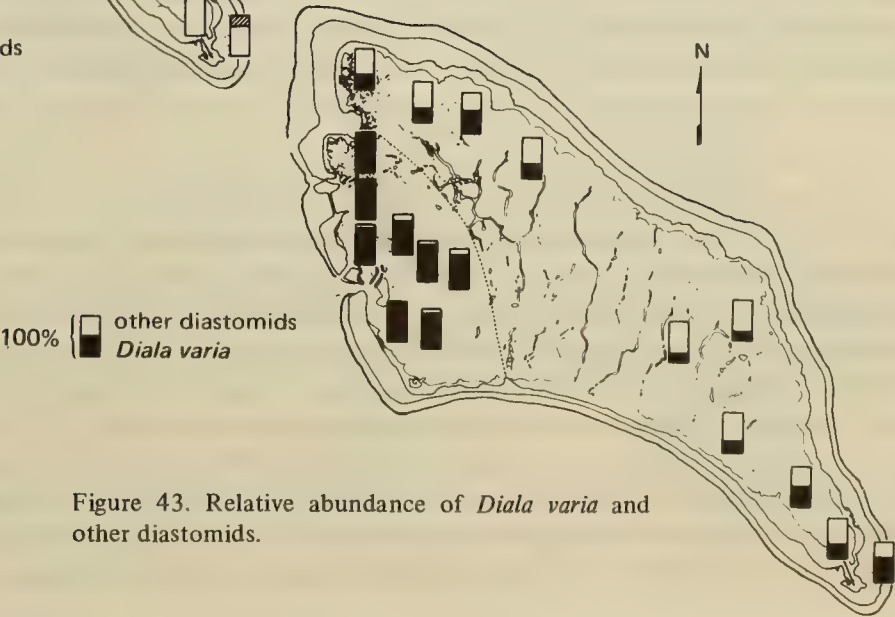


Figure 43. Relative abundance of *Divala varia* and other diastomids.

pupoides, *O. sulcifera*, and *Obtortio* sp. are less abundant and less frequent, each constituting 2 to 3% of the gastropods in the assemblages. Other prominently represented gastropods are rissoids, represented largely by two species, *Parashiela beetsi* and *Parashiela* sp., and the cerithid *Bittium* cf. *glareosum*. Turbinids of the genus *Leptothyra*, the opisthobranch *Acteocina sandwichensis*, and pyramidellids each constitute about 6% of the gastropod species. *Cerithiopsis* spp. and marginellids (Fig. 44) and triphorids are frequent, occurring in five to seven of the samples; but they are not abundant. The bivalves are represented by cardiids and tellinids, with one species of *Cardium* representing 40% of the bivalves and tellinids 42% of the bivalves.

Two stations are somewhat anomalous: at station M18 near the pass and station M1 on a patch reef, diastomids form a conspicuously lesser proportion of the assemblages than they do elsewhere in the outer lagoon, and *Bittium* a higher proportion. Station M1 also lacked cardiids.

In the inner lagoon, 43 species of mollusks were recorded, of which 26 were also found in the outer lagoon, and 17 were restricted to the area. Standing crop averages 15.2 shells per cm³, and the species diversity index ranges from 1.4 to 3.0. Trophic structure shows a strong tendency toward suspension feeding (Table 23), although microherbivores are still dominant. The relative abundance of gastropods and bivalves is shown in Table 22, and the distribution of relative abundance of bivalves and diastomids is shown in Fig. 42 and 43.

Gastropods average 63% of the assemblages and bivalves average 37%. Five species of diastomid are present, with *Diala flammea*, *Obtortio sulcifera*, and *Scaliola* spp. represented by almost equal proportions. Rissoids and cerithids each occurred in five of the nine stations but averaged only 2 and 4% of the gastropods in the samples. *Leptothyra*, *Acteocina*, and pyramidellids are found in about the same proportions as in the outer lagoon. Cardiids, represented largely by one species of *Cardium*, average 47% of the bivalves in the samples.

Three of the nine stations vary in species composition. At stations CL 28 and CL 12, in the northwestern and southeastern sectors, respectively, the diastomids constitute only 41% and 50% of the gastropods, compared with an average of 81% in the other samples, and there is an apparent concomitant increase in the proportion of *Acteocina*, represented by 27% and 17% of the samples (Table 22). *Scaliola*, which constitutes a significant part of the assemblages at the other stations, was absent at stations CL 28 and CL 29 (Fig. 44). At station CL 20 in the southeasternmost sector, gastropods constitute 97% of the assemblage, a figure similar to that of the assemblages in the outer lagoon. Variations in standing crop do not fall into a pattern and are assumed to depend on the substrata sampled by the dredge.

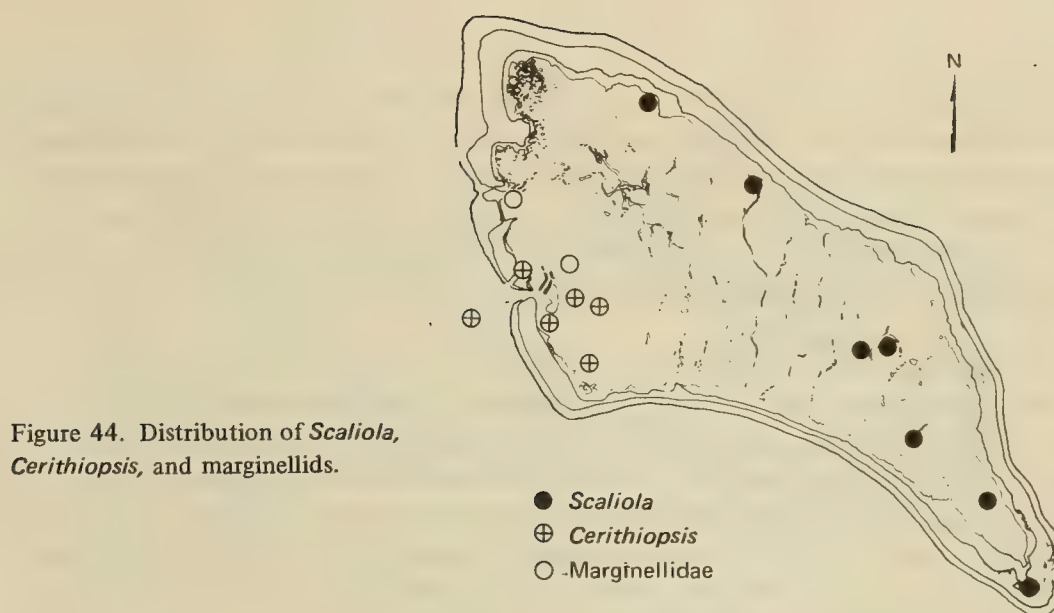


Figure 44. Distribution of *Scaliola*, *Cerithiopsis*, and marginellids.

DISCUSSION

The occurrence of three distinctive assemblages of mollusks at Canton Atoll parallels that reported for Fanning Atoll (Kay and Switzer, 1974). Canton and Fanning Atolls lie in the same biogeographical region in the Central Pacific and have a rather similar physiography (Henderson *et al.*, this volume). Canton, like Fanning, is a roughly oval atoll with a single deep pass and, like Fanning, the lagoon is subdivided into two sectors by line and patch reefs. At Fanning the equivalent of the outer lagoon of Canton is an area of clear water adjacent to the pass through which currents of more than 5 knots have been recorded. The equivalent of the inner lagoon at Fanning is an area of turbid water (Smith *et al.*, 1971). Much of the inner lagoon at Canton is also turbid (Smith and Jokiel, this report), and this turbidity may be the water quality parameter most closely associated with the similar micromolluscan distribution patterns recorded at Canton and Fanning.

At both Fanning and Canton the seaward reef slope assemblages are characterized by high species diversity, low standing crops, and numerous faunal grazers represented by triphorids, cerithiopsids, and marginellids. At Fanning and Canton the lagoon assemblages are divisible into an outer assemblage and an inner assemblage, the former characterized by lower standing crop, higher species diversity, and a preponderance of epifaunal microherbivores, the latter by higher standing crop, lower species diversity, and a high proportion of suspension-feeding mollusks. In both lagoons a dominant component of the gastropod assemblage consists of the family Diastomidae, with *Diala flammea* predominating in the outer lagoon (clear-water area at Fanning) and species of *Obtortio* characterizing the inner lagoon (turbid-water area at Fanning). Among the bivalves, tellinids predominate in the outer lagoon at Canton, as they do in the clear-water areas of the lagoon at Fanning.

Differences between the molluscan assemblages of Canton and Fanning are as striking as are the similarities, but the differences appear to be primarily in species composition and dominance patterns. It is tempting to suggest that water composition other than turbidity may account for the differences: Fanning is predominantly a low-salinity atoll (Smith and Pesret, 1974), while Canton is dominantly hypersaline (Smith and Jokiel, this report).

The distinguishing features of molluscan species composition in the lagoon at Fanning are the inordinate numbers of the phasianellid *Tricolia variabilis*, which occurs on the reef flats and extends onto the patch reefs of the central lagoon, and the lesser but noticeable numbers of *Merelina* sp. A., *Leptothyra* sp., and *Haplocochlias minutissimus* (Kay and Switzer, 1974). All four species occur at Canton, but are neither abundant nor frequent: a total of 37 specimens of *Tricolia* was recorded at Canton, compared with several thousand at Fanning. All four species are presumably microherbivores, and at Fanning are conspicuously absent or few in numbers on the lagoon floor.

Five species distinguish the species composition at Canton: *Bittium* cf. *glareosum*, *Scaliola* spp., *Parashiela beetsi*, *Parashiela* sp., and a cardiid. *Bittium glareosum*, *Scaliola*, and *Parashiela* sp. were not recorded at Fanning; *Cardium* sp. and *Parashiela beetsi* were present, but not in the numbers recorded at Canton. At Canton, *Bittium* and *Parashiela* sp. are almost entirely restricted to the outer lagoon; *Cardium* sp. occurs in both the inner and outer lagoon, but is relatively more abundant in the inner lagoon; and *Scaliola* was found only in the inner lagoon. Of the five species, the habits of only the cardiid are sufficiently known to suggest a reason for its predominance: cardiids are infaunal suspension feeders, and their occurrence may be associated with peculiarities of the substrata at Canton.

Within the lagoon at Canton anomalies in distribution patterns occur most noticeably in the inner lagoon, where *Scaliola* is conspicuously absent from two stations (CL 28 and CL 29), and where there is a lower proportion of bivalves relative to gastropods at a third station (CL 20). Explanations for the anomalies are not readily apparent. The two stations where *Scaliola* is absent are in a disturbed sector of the lagoon near an old pass. Their presence at stations CL 12 and CL 20, which are also in the regions of old passes, would preclude the explanation for their nonoccurrence at stations CL 28 and CL 29 as being due to oceanic water or outer lagoon conditions. The high proportions of gastropods relative to bivalves at station CL 29 does suggest, however, that oceanic or outer lagoon conditions characterize this area.

REFERENCES

- Kay, E. A. 1971. The littoral marine molluscs of Fanning Island. *Pac. Sci.* **28**: 247-255.
- Kay, E. A., and M. F. Switzer. 1974. Molluscan distribution patterns in Fanning Island lagoon and a comparison of the mollusks of the lagoon and seaward reefs. *Pac. Sci.* **28**:275-295.
- Smith, S. V., K. J. Roy, H. C. Schiesser, G. L. Shepherd, and K. E. Chave. 1971. Flux of suspended calcium carbonate (CaCO_3), Fanning Island lagoon. *Pac. Sci.* **25**:206-221.
- Smith, S. V., and F. Pesret. 1974. Processes of carbon dioxide flux in the Fanning Island lagoon. *Pac. Sci.* **28**:225-245.

**OBSERVATIONS ON TERRESTRIAL SURFACES AND SUBSURFACE WATER
AS RELATED TO ISLAND MORPHOLOGY AT CANTON ATOLL**

by

E. B. Guinther

ACKNOWLEDGMENTS

I wish to thank the other members of this expedition and the residents of Canton Atoll for their cooperation during this study, and Drs. F. R. Fosberg, D. R. Stoddart for their critical comments.

ABSTRACT

Reconnaissance sampling of isolated bodies of water on Canton Island* revealed a pattern in salinities related to the physiography of the channels and flats of the island. Moderate salinities between 13 and 18 ‰ typified channel-bed ponds, while lower salinities (less than 8 ‰) typified potholes and water-filled burrows on the surrounding flats. Highest salinities (greater than 24 ‰ and up to 152 ‰) were encountered in two larger ponds, in lagoon tidal channels, and in a saltern. A wide variation in concentration of nutrients and chlorophyll *a* suggests ecological dissimilarities stemming either from salinity differences where such differences are great or from variations in biological community development owing to vagaries in colonization or previous environmental histories or both.

*The term "Canton Island" refers to the largest land mass of Canton Atoll.

INTRODUCTION

Because atoll soils are typically highly permeable, standing bodies of water are rare features of the atoll terrestrial environment. Large islets with substantial inputs of freshwater in the form of precipitation will develop groundwater bodies of the Ghyben-Herzberg type (Cox, 1951). The extent of fresh or brackish water in aquifers of this type depends on complex relationships between rainfall, evaporation, islet size, sediment permeability, and tidal range. Atoll islets are low in profile; topographical depressions may expose portions of the water table, resulting in the formation of ponds or, under special circumstances, even streams (Guinther, 1971). The chemical composition of water in such ponds may not always coincide with that of the groundwater in the immediate vicinity, because surface water is subject to different rates from the groundwater in input (rainfall, seepage, tidal inflow), output (evaporation and outflow), and biogeochemical alteration. Nevertheless, exposed bodies of water on atoll islets are ecologically interesting and can also be used to indicate uppermost groundwater conditions. Freshly dug wells serve as the most simple means of sampling groundwater directly.

METHODS

Salinity observations on standing bodies of water at Canton Island were made between 4 and 11 December 1973. In addition, water samples from selected sites were analyzed for NO_3 , NH_4 , PO_4 , Si, and phytopigments. Salinity measurements were of two types. Salinities were determined in the field by measuring the refractive index of small quantities of water with an American Optics hand-held refractometer. At some stations, water samples were collected and the salinity determined in the lab by comparing the sample conductivity with that of a known standard (Smith and Jokiel, this report). This latter method yields more precise (but, at low salinities, not necessarily more accurate) results than does the refractivity method. The results of both types of salinity determinations are presented in Table 24. When both methods were used on the same samples, the values derived by refractivity were about 1.5 ‰ lower than the values derived from conductivity analyses. Although analytically interesting, this difference does not change the basic interpretations of the data.

Table 24. Station descriptions and salinities.

Station	Description	Date	Time	Salinity (‰)*	
				A	B
1	Cement-lined sump adjacent to lagoon beach, NASA site (abandoned)	12/5	1630	6.5	
2A	Sump hole at crusher plant (in use)	12/10	pm	26	
2B	Gravel pit behind shingle berm (ocean) at crusher plant	12/10	pm	4.5	
3	Old man-made trench in flat, about 2 km SE of crusher plant	12/10	pm	6	
4	Small ordnance craters on flat	12/8	am	2.5-12.5	
5A	Shallow depression, seaward side of flat	12/8	am	6.5	
		12/11	0900	3	
5B	<i>Cardisoma</i> burrow and seepage beneath consolidated shingle rise adjacent to 5A	12/8	am	2	
6	Small ordnance craters on flat	12/8	am	0	
7	Small ordnance craters on flat	12/8	am	4-5	
8	Moderate-sized pond in depression on flat (natural channel)	12/6	1830		17.52
		12/8	0810	12.5-14	14.68
		12/8	1410	14	
		12/8	1630		16.02
		12/11	1000	13	
9	Small ordnance craters	12/8	pm	0-5	
10	Shallow depression, seaward side of flat	12/8	pm	2	
11	Shallow depression on flat (natural channel)	12/8	pm	13	
12	Small ordnance craters	12/8	pm	0.5-2	
13	Small pond in depression on flat (natural channel)	12/8	pm	14	
14	Large ordnance crater on flat	12/8	pm	0.5	2.04
		12/10	1100		2.22
15	Large ordnance crater on flat	12/8	pm	0	
		12/10	1100		2.02
16	Small potholes and <i>Cardisoma</i> burrows on flat	12/5	1615	1-2	
17	Shallow pond in depression on flat (natural channel)	12/10	am	15.5	
18A	Moderate-sized pond behind lagoon beach in natural channel leading to flat	12/5	1600	13.5	
18B	<i>Cardisoma</i> burrow adjacent to 18A	12/5	1600	8	
19	Shallow hole dug into dry channel	12/5	1615	3	
20	Shallow depression (man-made?) in flat adjacent to Green Pond	12/6	1240	17	18.95
21	Seepage from beneath beachrock rim beside Green Pond	12/5	1015	8-12	
		12/6	pm		10.31
22A	Green Pond; largest "pond" on Canton	12/5	1000	71	
22B	Channels in cyanophyte mat extending outward from shore of Green Pond	12/5	1000	82	
22C	<i>Cardisoma</i> burrow in dry channel leading NE from Green Pond basin	12/5	1000	108	
23	Clear Pond; second largest "pond" on Canton	12/5	1125	24	
		12/6	1220		26.84
		12/8	0940		27.92
		12/10	1030		29.27

(Contd)

Table 24. (Contd)

Station	Description	Date	Time	Salinity (‰)*	
				A	B
24	Hole dug into center of large salt pan (saltern)	12/5	1530	152	
25	<i>Cardisoma</i> burrow on flat just beyond edge of salt pan	12/5	1530	11	
26	Tidal channel on tidal flat	12/5	1130	43	
27	Tidal channel at SE head of tidal flat	12/5	1140	41.43	
		12/5	1500	38.5	
28A	<i>Cardisoma</i> burrows at edge of flat	12/5	1515	2	
		12/10	1000	0.5	
28B	Water on low part of flat periodically exposed	12/10	1000	14	
29	Shallow trench (man-made) on flat adjacent to road crossing	12/5	1450	8	
30	Tidal channel in tidal flat (west)	12/6	1045	42	43.42
31	Tidal flat	12/6	1030	43.5	

*Salinity A measured in the field using a refractometer; Salinity B measured in the lab from a bottled sample on a conductivity meter.

OBSERVATIONS

Small, exposed bodies of water on Canton Island are restricted largely to the east and southeast portions of the island. This distribution appears to be a consequence of the factors which initially built the island above the reef base, although construction of fortifications during World War II sufficiently disrupted the ground surface along the northwest and northeast portions of the island so that the original topography there is obscured. The absence of surface water on other parts of the island does not, of course, rule out the occurrence of fresh or brackish groundwater there.

The sampling sites established during this study are shown in Fig. 45 and 46. These stations are described briefly in Table 24. Although an appreciable range of salinities was encountered (from 0 to 152 ‰), a pattern in the distribution of surface waters does emerge. This pattern is related to the physiography of the flats on which most surface water occurs. Low ground between the seaward beach berm (normally the highest part of the island) and the lagoon beach occurs in the form of extensive flats (lightly stippled areas in Fig. 46). The detailed origin of these flats is unclear, but they are most

Figure 45. Canton Island, showing water sample sites 1-3.



certainly the work of seawater flowing onto, across, or between ancient islands. The flats are morphologically similar to those described on Fanning Atoll by Guinther (1971) and on Diego Garcia Atoll by Stoddart and Taylor (1971), but the Canton flats differ in not having a regular tidal flow of lagoon water. Evidence for a higher stand of sea level at Canton (either eustatic or tectonic) may be found in the extensive escarpment of detrital limestone surrounding the lagoon and bordering portions of the inland flats. The vertical relief of the limestone exceeds 2 m in some places. A consequence of the subsequent lowering of relative sea level was to strand the intertidally or subtidally formed flats above the present influence of tidal water.

The possibility of present-day seawater incursion onto the flats during the seasonal higher level of the sea at Canton seems unlikely. Our visit coincided with the month of maximum average sea level (December), yet the flats were above any tide level. Nonetheless, particularly large positive deviations in sea level, associated with strong equatorial countercurrent transport (Wyrski, 1973), might allow occasional tidal flow across the flats. Therefore, formation of these flats at present sea levels cannot be ruled out.

Active tidal flats with well-delimited tidal channels are restricted to one large inlet at the extreme southeast end of the lagoon (stations 26, 27, 30, and 31 in Fig. 46) and to several smaller areas separated from the lagoon by sandbars. The stranded inland flats slope gently toward more or less central dry channels whose courses are eventually lagoonward. These channels apparently connect the inland flats to the lagoon, although the present lagoon beach is not broken where the channels contact the shore. Despite the lack of direct evidence indicating tidal flow, the channel beds of the inland flats are clearly demarcated in most places and appear to be influenced by recent surface flow. Torrential rains during the 1972-1973 period of high rainfall may account for these features.

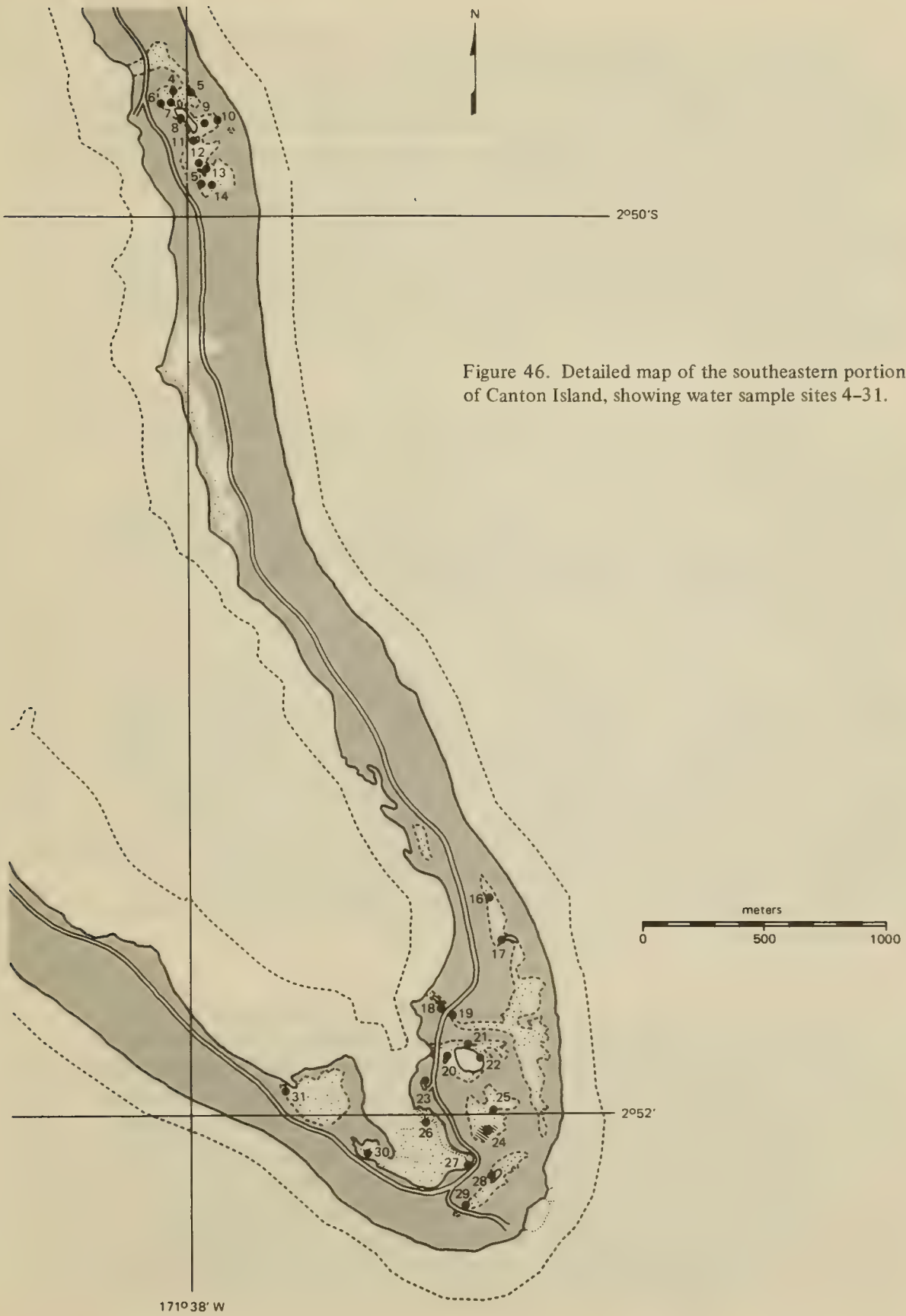


Figure 46. Detailed map of the southeastern portion of Canton Island, showing water sample sites 4-31.

The surface of the inland flats is a continuous sheet of detrital limestone, generally less than 1 cm thick and apparently formed *in situ*. In the channel beds, this hardpan surface is overlain by thin crumbly crusts (dried cyanophytes); terrestrial macroscopic plants are rare. Over the remainder of the flats, excepting areas occupied by standing water, plants are abundant and contrast sharply in their growth and green coloration with the same species occurring on higher ground. The healthier condition of plants on the flats (where the grasses *Lepturus* spp. dominate) indicates the proximity of groundwater to the land surface in these areas. In fact, tidal fluctuations of the groundwater cause it to emerge periodically in some locations; the water table can be seen readily in burrows of the land crab *Cardisoma carnifex* and in shallow depressions on the flats.

Most of the exposed bodies of water associated with the flats fall into one of two groups based on location relative to the channels crossing the flats. Those bodies of water located in the channel beds had salinities between 13 and 18 ‰. Bodies of water not located in the channels, but found elsewhere on the flats, had salinities ranging from 0 to 8 ‰. Some exceptions may be found, particularly in areas associated with Green Pond (station 22), Clear Pond (station 23), and the salt pan (station 24).

Differences in salinities between ponds in the channel beds and ponds away from the channels on the flats may be related to surface flow patterns. Perhaps tidal water occasionally enters the channels during exceptionally high tides that are coincidental with anomalously high sea levels. Groundwater flux may also differ in the two types of ponds. Some evidence of low-salinity groundwater entering the pond at station 8 exists in the series of salinity determinations made there. Salinities in this pond appear to fluctuate diurnally, with salinities of about 14 ‰ occurring in the morning and salinities of around 17 ‰ resulting in the evening after a daytime period when evaporation apparently exceeds the influx of groundwater.

During the period of our stay, evaporation exceeded any groundwater influx to Clear Pond (station 23) so that this large pond increased in salinity at a rate of nearly 1 ‰/day. This rate of increase is probably short-term. Water samples collected from Clear Pond approximately once each month between January and October 1974 revealed that the salinity fluctuated between 25 and 37 ‰. In general, low salinities coincided with months of high rainfall. At one time the pond basin was observed to contain no surface water, a circumstance probably resulting from an exceptionally low tide rather than from evaporative water loss. During our short stay on Canton, the water level in Clear Pond could be seen to fluctuate daily, although these fluctuations were considerably out of phase with the lagoon tide.

Salinity, nutrient content, and the suspended chlorophyll content of eight selected ponds and one lagoon inlet station are presented in Table 25. The stations have been arranged in order of increasing salinity. The only pattern relative to salinity which emerges is that the silicate concentration decreases slightly with increasing salinity up to approximately normal seawater salinities, and then increases sharply with increasing hypersalinity. The highest levels of nitrate, ammonia, phosphate, and silicate were found at station 24, a shallow well dug down to the water table at the bottom of a natural salt pan. With scattered exceptions, nutrient levels in all the ponds sampled were within the range of concentrations observed in the Canton Atoll lagoon (Smith and Jokiel, this report). Chlorophyll *a* concentrations varied over a range from less than 1 to over 3000 $\mu\text{g/liter}$. The highest values were in two samples obtained from Green Pond (station 22), and one sample from the crater pond (station 15). Green Pond had a dense, deep green color which obscured visibility beyond a depth of 10 cm.

Table 25. Salinity, nutrients, and chlorophyll *a* levels of selected ponds at Canton.

Station	Salinity (‰)	NO ₃ ($\mu\text{g-atom N/liter}$)	NH ₄ ($\mu\text{g-atom N/liter}$)	PO ₄ ($\mu\text{g-atom P/liter}$)	SiO ₃ ($\mu\text{g-atom Si/liter}$)	Chlorophyll <i>a</i> ($\mu\text{g/liter}$)
15	2.02	0.02	0.62	0.30	12.6	239.0
14	2.22	2.41	0.09	0.03	3.2	0.58
21	10.31	5.14	4.70	0.62	2.75	—
8	17.52	0.11	1.33	0.87	2.3	2.89
20	18.95	0.31	1.23	2.21	2.2	4.82
23	29.27	6.65	0.83	0.11	2.1	3.65
30	43.42	0.10	0.51	0.18	2.3	0.98
22	71.0	0.25	0.97	0.45	10.4	3270,2740
24	152.0	2.52	360.0	22.88	23.6	—

Stations 14 and 15 present a particularly curious situation. These two separate bodies of water are located within 5 m of each other on the flat (Fig. 45). Each is a small crater about 1 m across and 0.5 m deep; both were apparently formed by ordnance explosions. Salinity differed only slightly between the ponds in December, but water at station 14 was clear, while that at station 15 was bright green. A comparison of chlorophyll *a* concentrations (Table 25) reveals the magnitude of the difference in phytoplankton abundances. The pond at station 14, with the lowest chlorophyll *a* concentration of all samples taken, showed relatively low levels of ammonia and phosphate, but moderately high concentrations of

nitrate. The nutrient concentrations at station 15 were reversed, with moderate levels of both ammonia and phosphate and low levels of nitrate. Silicate concentration was very high at station 15 and consequently did not fit the salinity-to-silicate relationship apparent in the other samples.

The general distribution of chemical nutrients in the aquifer cannot be determined from the data collected. Samples for the analyses reported were taken from open bodies of water in all but one case (station 24), and biological activity in the ponds certainly alters the dissolved nutrient concentrations in the adjacent groundwater as this water enters the ponds. Seepage into Green Pond from the base of a limestone escarpment (station 21) provides some indication of chemical nutrient levels in groundwater having a salinity of 10 ‰. Of the dissolved substances measured, only the concentration of silicate is increased by evaporation in the receiving body. However, even in the case of silicate, additional mechanisms must be considered to explain a four-fold increase in silicate with a seven-fold increase in salinity.

The wide variation in nutrient and chlorophyll *a* concentrations from pond to pond suggests that the ponds are ecologically dissimilar. To some extent this dissimilarity would follow from the wide range of salinities encountered. On the other hand, ponds with similar salinities differed appreciably in properties closely tied to biological processes. In at least one comparison (stations 14 and 15) differences in the chemistry of input waters are unlikely, and random introductions of specific phytoplankters or herbivores may serve to explain differences in phytoplankton standing crop as measured by chlorophyll concentration. However, standing bodies of water appearing to be chemically similar at the time of this survey may have recently been dissimilar; random colonizations would then be significant in determining biological community composition. Insufficient time may have elapsed for all potential colonizers to have reached all habitable environments.

REFERENCES

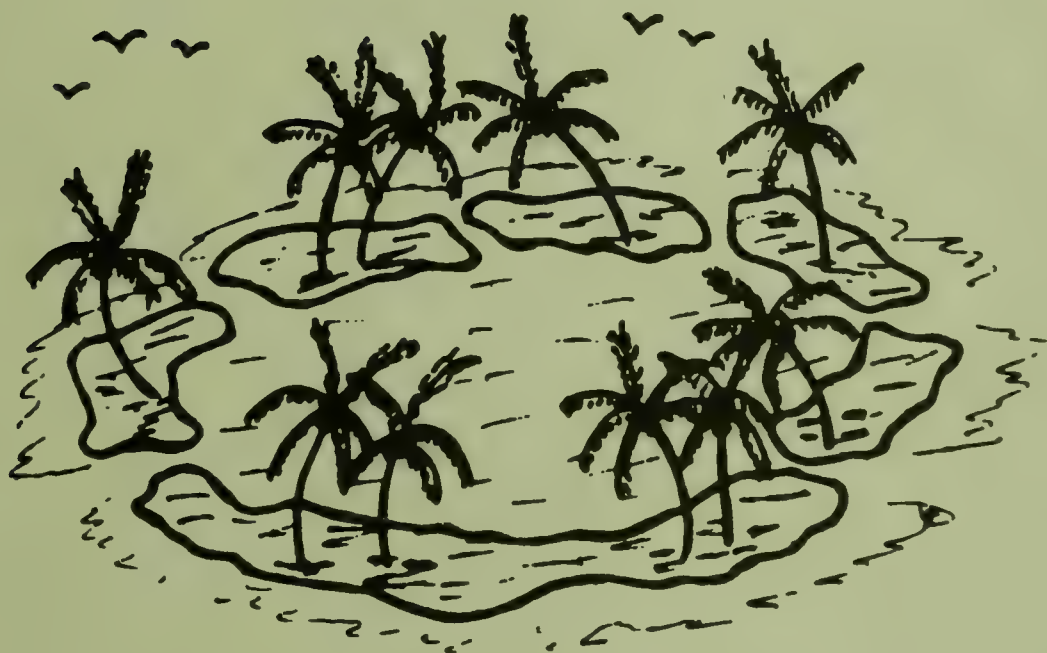
- Cox, D. C. 1951. The hydrology of Arno Atoll, Marshall Islands. *Atoll Research Bulletin*. 8, 29 pp.
- Guinther, E. B. 1971. Ecologic observations on an estuarine environment at Fanning Atoll. *Pac. Sci.* 25:249-259.
- Stoddart, D. R., and J. D. Taylor. 1971. Geography and ecology of Diego Garcia Atoll, Chagos Archipelago. *Atoll Research Bulletin*. 149, 237 pp.
- Wyrтки, K. 1973. Teleconnections in the equatorial Pacific Ocean. *Science*. 180: 66-68.

QE
565
A881
SI

ATOLL RESEARCH BULLETIN

222. *Recherches sur les
peuplements à dominance
d'anthozoaires dans les
récifs coralliens de Tuléar
(Madagascar)*

by Michel Pichon



Issued by
THE SMITHSONIAN INSTITUTION
Washington, D.C., U.S.A.

*Recherches sur les
peuplements à dominance
d'anthozoaires dans les
récifs coralliens de Tuléar
(Madagascar)*

by Michel Pichon

Issued by
THE SMITHSONIAN INSTITUTION
Washington, D.C., U.S.A.

December 1978

ACKNOWLEDGMENT

The Atoll Research Bulletin is issued by the Smithsonian Institution as a part of its Tropical Biology Program. It is supported by the National Museum of Natural History and produced and distributed by the Smithsonian Press. The editing is done by the Tropical Biology staff, Botany Department, Museum of Natural History and by D. R. Stoddart.

The Bulletin was founded and the first 117 numbers issued by the Pacific Science Board, National Academy of Sciences, with financial support from the Office of Naval Research. Its pages were largely devoted to reports resulting from the Pacific Science Board's Coral Atoll Program.

The sole responsibility for all statements made by authors of papers in the Atoll Research Bulletin rests with them, and statements made in the Bulletin do not necessarily represent the views of the Smithsonian nor those of the editors of the Bulletin.

Editors

F. R. Fosberg
M. -H. Sachet

Smithsonian Institution
Washington, D. C. 20560

D. R. Stoddart

Department of Geography
University of Cambridge
Downing Place
Cambridge, England

SOMMAIRE

- ABSTRACT	i
- PREMIERE PARTIE : <i>INTRODUCTION</i>	1
HISTORIQUE	
Les premiers temps	2
Représentation cartographique des récifs	3
Première description des récifs malgaches	5
Les voyages des naturalistes	6
Expéditions et campagnes scientifiques	7
Les débuts de la bionomie récifale	8
BUTS DU TRAVAIL	10
1- Cadre bionomique	10
2- Les peuplements à base de Scléractiniaires	19
3- Délimitation de la région étudiée	21
PROBLEMES METHODOLOGIQUES	22
1- Définition et numération des colonies	22
2- Morphologie du squelette	23
3- Problème des diverses strates	26
4- Différences d'échelle des colonies	26
5- Inclinaison du substrat	27
- DEUXIEME PARTIE : <i>LES CONDITIONS DE MILIEU</i>	34
STRUCTURE GEOLOGIQUE DE LA REGION COTIERE	
1- Le plateau calcaire	35
2- La plaine côtière	36
3- Les hypothèses tectoniques	37
4- Le Quaternaire marin	38
5- Les manifestations volcaniques	45
BATHYMETRIE ET TOPOGRAPHIE PRECONTINENTALE	46

PHYSIOGRAPHIE RECIFALE	52
1- Le récif de Sarodrano	53
2- Les récifs de la baie de Tuléar	55
3- Les récifs littoraux entre la Pointe Anosy et Ifaty	62
CARACTERES MORPHOLOGIQUES	68
TEMPERATURES	75
SALINITES	83
LUMIERE	89
HOULES ET VAGUES	97
MAREE ET COURANTS DE MAREE	103
CLIMATOLOGIE	115
 - TROISIEME PARTIE : <i>ETUDE ANALYTIQUE DES</i> <i>PEUPLEMENTS RECIFAUX DE LA REGION</i> <i>DE TULEAR</i>	 138
 LES RECIFS CORALLIENS DE LA BAIE DE TULEAR	 141
A. Le Grand Récif	141
I- La pente externe	142
II- Le platier externe	157
III- La levée détritique	167
IV- Les formations construites du platier interne et la dépression médiane	170
V- L'accumulation sableuse et les herbiers de Phanérogames	178
VI- La pente interne	183
VII- Les formations construites de lagon	187
VIII- Les principales variations latérales	189
IX- Les peuplements récifaux liés aux accidents physiographiques	204
B. Les îlots coralliens et les récifs de lagon	213
C. Les bancs coralliens	223

LE RECIF FRANGEANT DE SARODRANO	227
LES RECIFS ENTRE LA FAUSSE PASSE D'IFATY ET LA POINTE DE BERAVIDA	234
LES RECIFS ENTRE 23 15' S ET LA POINTE DE BERAVIDA	246
- QUATRIEME PARTIE : <i>RESULTATS SYNTHETIQUES</i>	281
PROBLEMES FAUNISTIQUES ET ZOOGEOGRAPHIQUES	282
La faune de Scléractiniaires de Madagascar	282
Le problème du centre de dispersion	287
Le problème des régions marginales	288
BIONOMIE DES PEUPELEMENTS A DOMINANCE DE SCLERACTINIAIRES	290
I- Répartition des Scléractiniaires	290
II- Aspects bionomiques	300
EVOLUTION DES PEUPELEMENTS RECIFAUX	307
I- Evolution progressive	308
II- Dégénération des peuplements récifaux	318
LES PEUPELEMENTS DE SCLERACTINIAIRES LIBRES	325
I- Composition spécifique	325
II- Caractères des espèces libres	328
III- Rapports avec le sédiment	329
IV- Déplacement des espèces libres	331
V- Distribution et écologie	333
- CINQUIEME PARTIE : <i>CONCLUSIONS GENERALES</i>	347
POSITION DES PEUPELEMENTS A DOMINANCE D'ANTHOZOAIRE DANS LE BENTHOS LITTORAL	347
I- Place dans l' étage	347
II- Zonation horizontale	350
COMPARAISONS BIONOMIQUES	355
Ensemble Frontorécifal	355
Ensemble Epirécifal	361
Ensemble Postrécifal	363

RESUME DES CONCLUSIONS	366
A. Caractéristiques physiographiques et morphologiques	366
B. Evolution des peuplements récifaux	370
C. Principaux résultats bionomiques	372
 - BIBLIOGRAPHIE	 375
 - INDEX DES ESPECES	 409
 - TABLEAU GENERAL DE REPARTITION DES ESPECES	 423

Studies on coral communities in the coral reefs of Tuléar (Madagascar)

PART I

INTRODUCTION

Historical Notes (fig. 1)

Although the coral reefs of the coasts of Madagascar were known to the great European sailors of the 16th century, their scientific study was not started until the beginning of the 20th century, when some naturalist travellers observed their morphology and collected some specimens of the fauna. Indeed, intensive reef studies, (reef ecology in particular) were developed only after a marine station was established in Tuléar, in 1961.

Aims of the Study

A coral reef system is composed of a number of categories of organismic assemblages which can be listed as follows:

- On hard substrates:
 - epibiotic, (sciaphilic or photophilic) communities
 - cryptobiotic communities
 - endobiotic communities
- On soft bottoms:
 - epibiotic and endobiotic communities
- Associated with an algal or phanerogamic vegetation:
 - sessile communities, on the leaves or thalli
 - mobile fauna. creeping on the leaves or thalli,
swimming between the leaves or thalli
- Fish communities:
 - permanent stock
 - temporary stock.

The present paper is a study of the distribution and bionomy of hard bottom, photophilic communities. These organismic assemblages

include major limestone - secreting organisms such as Scleractinian corals and red calcareous algae, both categories playing a very important role in coral reef trophic structure. Such a study also provides a framework for subsequent research on other components of the reef ecosystem.

Methodology (fig. 4 & 5)

The methodology of coral reef quantitative ecology faces many problems. Some of these are a direct consequence of specific characters of Scleractinian corals: They are colonial organisms and they have a rigid, solid calcareous skeleton.

To overcome some of the difficulties encountered, we were led to introduce the concept of "supercolony", and to define several indexes, in relation with the morphology (growth form) of the colony: Height index, living tissue index, surface ratio index.

PART II

ENVIRONMENTAL FACTORS

Geological Structure of the Coastal Strip (fig. 3-10)

Two main features characterise the geology of the region around Tuléar: A limestone plateau, and the coastal plain.

The limestone plateau (average altitude 250m) is mainly constituted of marine deposits from the Eocene. These are mostly calcarenites where *Alveolina elleptica* is quite abundant. The western limit of the Eocene plateau is a steep slope which is often cuesta-shaped, and drops rapidly towards the coastal plain.

The coastal plain is basically a thick Pleistocene alluvial fluviatile (fluviomarine) aggradation, as shown by the results of several borings. Its surface shows extensive sand dune systems, the oldest of them being devoid of any calcium carbonate component, and more or less rubefied.

Airborne magnetism measurements and seismic surveys tend to prove that the western margin of the Eocene plateau corresponds to a major fault with a westward underthrow. The fault throw is about 1200m since the Upper Cretaceous, but no more than 150m since the Lutetian. There is some evidence that the fault has not been active during the quaternary. The coastal plain (which corresponds to the sunken sector) is obviously an area in which the formation of alluvial deposits has been very intense during the whole plioquaternary period. Results of various borings show that it has been affected by subsidence movements, more important north of Tuléar and which could explain, in particular, the transformation of a fringing reef into a barrier reef when going northward, then the fragmentation of the barrier in a number of isolated reefs further north.

Quaternary marine deposits are particularly well developed in both the far south and the far north of Madagascar. These deposits, which in the far north are always represented by elevated reefs, correspond, to two different periods of high sea level (Battistini, 1966): Tatsimian, which is the oldest, and Karimbolian (about 70,000 years B.P.).

In the vicinity of Tuléar, and along the whole western coast of Madagascar, only Karimbolian deposits have been found so far. The lack of any Tatsimian formation could be explained by the subsidence

affecting the coastal plain. Lastly, in various places, elevated reef formations (about 1m above present sea level) can be related to the Holocene transgression (maximum reached about 3,700 years B.P.). This Flandrian and postflandrian coral activity has been continued until the present times.

It is likely that in Tuléar, just as in the far north and far south of Madagascar, two periods of coral activity occurred, one during the Tatsimian, the other during the Karimbolian. Because of the subsidence phenomenon, remnants of older Tatsimian reefs, if any, could be below the present sea level. One must also consider the possibility that these Pleistocene reefs (Tatsimian and Karimbolian) may have been totally or partly eroded during subsequent periods of low sea level. Their remnants, if any, could be superposed (Weydert, 1968), and finally completely covered by the Holocene-reef formations.

Radiocarbon datations show that the first stages of the present reef structures are about 6,000 years B.P., old. They therefore started to develop just after the end of the Lavanonian (wet) climatic episode. The coral reef activity in Tuléar, probably uninterrupted since that period, became really important only during the Flandrian high sea levels and subsequently. It has been suggested (Picard, 1967) that the "Grand Récif" was originally composed of four distinct reef systems which, by developing gradually became coalescent. There are some volcanic phenomena in the vicinity of Tuléar, but these bear no direct connection with present coral reefs. However, the sand cay of Nosy-ve, which is just on the edge of the Onilahy submarine canyon may have a basaltic basement.

Continental Shelf Topography and Bathymetry (fig. 3, 11, 12).

In the vicinity of Tuléar the continental shelf is narrow (the 200m depth contour is 3 to 4 nautical miles offshore). Two major features related to continental shelf topography are to be mentioned: The submarine canyon of the river Onilahy and coral reefs, barrier reefs in particular, with lagoons and boat channels in which numerous patch reef and coral patches occur. A series of echosoundings transects on the continental shelf show that, in front of the reef tract proper, two distinct topographical units are found:

- the forereef talus, which is a sedimentary accumulation, the inclination of which is steeper than that of the lower outer reef slope,
- the forereef platform (average inclination $2^{\circ}30'$) which is sometimes very narrow (less than 75m) but has normally a width varying between 200 and 600m. In some instances the outer margin of this platform is shallower than the middle with a profile similar to that of the classical knee line,

the forereef platform being then gutter-shaped.

The depth of the margin of the continental shelf (outer edge of the forereef platform) varies between 65 and 80m. Beyond this, is the continental slope, with a very steep inclination (up to 50°), particularly between 100 and 200m. In the southern part of the area, the normal continental slope is replaced by the northern sidewall of the Onilahy canyon, and the inclination is even steeper with almost vertical drop-off continuing downwards the outer reef slope.

Reef Physiography (fig. 2, 3, and 13-15).

The main reef systems stretch parallel to the coastline, and they are well separated from the shore only in the case of major embayments. Therefore we find in the vicinity of Tuléar good examples of barrier reefs, or fringing reefs, and various types of intermediate reefs, where the lagoon (or boat channel) is shallow or almost non-existent. We will mention also Nossi-ve island, just south of the Onilahy estuary, and which is an excellent example of patch reef with a vegetated sand cay.

- Sarodrano reef - Sarodrano reef is a typical fringing reef without a boat channel, established on the western side of the sandy Sarodrano peninsula. It is about 3500m long and its width varies from 450 to 1000m. On its southern end, the reef is connected with an eocene rock platform, which is at the same level as the coral reef flat, and which shows a spur-and-groove morphology on its outer margin. According to Picard, Sarodrano reef shows evidence of a slight westward (offshore) sinking, that could be explained by the proximity of the Onilahy canyon.

The reefs in Tuléar Bay

Three very distinct physiographic reef types occur in Tuléar Bay: outer barrier, inner (or lagoon) reefs, coral banks.

The outer barrier is composed of Nosy Tafara, which is about 1000m long and 1000m wide, and which divides in two passages the southern entrance of Tuléar Bay. The "Grand Récif", 18km long and 980 to 3000m wide, is the major component of the outer barrier. It is likely that it was originally composed of four different reef nuclei which subsequently fused together, and behind which important quantities of sediments were deposited. This would account for some of the peculiar characters of the "Grand Récif", and for the sudden variations in width. (The narrowest parts correspond to the junction between two original reef nuclei.) Three major types of physiographic accidents are to be mentioned on the outer barrier reef: outer creeks, reef pools, enclaved lagoons (as defined by Clausade *et al.*, 1971). Behind the "Grand Récif" Tuléar Bay is

nothing else than the lagoon or backreef channel. Its maximum width is 8500m, but numerous lagoon reefs occur in its eastern half. The depth is rarely more than 10m, except in the surroundings of the northern and southern passes, where it reaches 17m.

The inner reefs. Three inner reefs occur in Tuléar Bay: Beloza, Norinkazo and Dimadimatsy. They are well separated from each other and between them and the coast is a littoral channel, about 1000m wide but no more than 2m deep. Differences in physiographic aspects between these reefs, are a consequence of the exposure of their front part to the swell diffracted in the southern entrance of Tuléar Bay. In particular, the more exposed reef (Norinkazo) tends to grow more rapidly than the others and has already totally engulfed small patch reefs of a series, some of which are just connected to the front part of Dimadimatsy and others still lying some distance off Beloza reef. It is assumed that these three inner reefs represent three different stages of evolution of an "inner reef type".

The coral banks. In the lagoon, in a very sheltered area, north of the inner reefs, are two coral banks, emerging at low spring tide. These formations are remarkable for the scarcity of coral activity, and for the abundance of sedimentary deposits, largely covered by thick seagrass beds.

The reefs between Anosy and Ifaty

Just north of Anosy Pt., the small reef of Nosy Vato has a position similar to that of Nosy Tafara, in the south. Two hundred years ago it was about 2000m off shore, but since then it has been connected to the mainland by the enormous amount of sediment deposited at the mouth of the River Fiherenana, and Nosy Vato is presently half buried under a line of littoral dunes.

North of the Fiherenana River, the reef at first extremely narrow, increases regularly in width. It is a former barrier reef, the lagoon of which has been filled up, and is now a swampy area. The reef flat itself has been invaded by fluvial terrigenous sandspits. North of the area influenced by the Fiherenana delta, the reef appears to be genuinely fringing, without a boat channel, but further north it tends to separate from the coast, and gradually becomes a barrier reef.

Reef Morphology

The morphology of the reefs in the vicinity of Tuléar has been studied by Clausade *et al.* (1971) whose terminology is adopted. We hereby suggest a hierarchical classification of both physiographical and morphological features: physiographical characters are ranked in "fundamental", "primary" and "secondary" categories, whereas morphological characters are classified as "elementary" and "derived".

Formation processes of morphological features are envisaged as biological, sedimentary or hydrodynamic phenomena. Biological processes involve: bioconstruction by calcium carbonate depositing organisms, retention of sediment by animals or plants (burrowing activity of endobiotic species). Sedimentary processes account for morphological features resulting from transportation (sedimentary trails) or deposit (permanent deposits such as sandbanks, constantly reshaped deposits such as sand cays) of skeletal or partly terrigenous sediments. Hydrodynamic processes refer to any theological influence, in particular mechanical erosion and scouring.

Most of the reef morphological features show some degree of evolution with the time, a process which can be continuous (progression of terrigenous deposits transported by rivers) for instance, cyclic (the shape and position of hydraulic dunes are modified at each tide) or accidental (apparition or destruction of morphological features on the reef flat, during cyclones).

Temperatures (fig. 16 and 17)

Sea surface temperatures in the lagoon vary between 21.5°C in July-August (southern winter) and 30°C in January-February (southern summer). The annual mean is close to 25°C , with an annual amplitude of variation averaging 8.5°C . Sea surface temperatures outside the barrier, in the open sea have a regime very similar to that of the lagoon: the minimum occurs in July (23°C) and the maximum is reached in February (30°C), the annual mean being slightly above 25.5°C . These temperatures are close to the optimum for a vigorous coral growth. The extreme temperatures on the reef flat may be noticeably different from that of the open sea, for short periods of time during extreme low water of spring tides. In summer, during the diurnal low tide, temperature is at its highest, for a few hours (up to 41°C) and on the contrary, in winter, temperatures as low as 13°C have been recorded during the nocturnal low tide.

Salinity (fig. 18)

Monthly values of the salinity of surface waters, in the lagoon varies between 35,48‰ in July, and 34,19 in January. Outside the reefs, the salinity regime is very similar: minimum 34,15 in February, maximum 35,49 in May. The annual mean value being very close to 35‰. The maxima occur during the cool and dry winter months, whereas the minima take place during the hot and wet summer months. The salinity of the seawater surrounding the reefs is not significantly different from that of the open sea (Indian Ocean oceanic waters) at the same latitudes. Marked drops of salinity associated with heavy rainfalls and river flooding during the rain season have limited consequences both in time and space, and do not affect coral vitality.

Light Penetration (figs. 19 and 20)

Measurements have been made with a Secchi disc and a Steeman-Nielsen photometer. Lagoon waters are generally turbid, particularly during the summer season. However turbidity in the lagoon varies irregularly (tide currents and wind action largely influence the water clarity). The transmission coefficient (K) varies between 0.20 and 0.32, and the compensation depth varies between 13 and 21.5m. Outside the reef (open sea) the water is clearer: K varies between 0.066 and 0.072, and the compensation depth varies between 55 and 60m.

Photometric measurements show that in both cases (lagoon and outside), the surface layer (0-5m) is more turbid than the deeper layers. At 16m deep, 10% of the incidental light is transmitted, and at 50m more than 1% is transmitted. On an average, the seawater close to the reefs is not particularly clear, and the proximity of important landmasses accounts for this situation.

Swell and Waves (fig. 21)

Swell: A heavy swell of remote origin (Austral Ocean) is often observed in Tuléar, and this is largely independent of the local meteorological situation. Such an oceanic swell is characterised by a period of 6-8 seconds, with a wave length varying between 50 and 100-120m. The amplitude is most of the time between 1 and 3m, but amplitudes of more than 3m and even 5m are not exceptional.

Swell direction varies between SSW and W, with a maximum frequency between SW and WSW. Swells are refracted on both ends of the Grand Récif, and diffracted in the passes. The amplitude of the diffracted swell decreases rapidly in the lagoon, and in the most sheltered areas it is always less than 0.5m.

Wind and Waves

The dominant winds blow from the south west all the year round. They are particularly strong in winter, and especially during the afternoon when they are reinforced by a "thermic breeze" effect. In winter SW winds can blow uninterruptedly for several days or even weeks. During the southern summer calm periods are more frequent and longer. Easterlies or Northeasterlies can blow during any season. These winds which have all characters of a land breeze, blow mainly at night and early morning.

The effect of the waves induced by SW winds is to be added to the swell, outside the reefs and the outer part of the reefs is in very exposed conditions.

In the lagoon, waves risen by SW winds have a short wave length. The sea state is therefore very choppy and sailing is hazardous for small open boats.

Cyclones

The region of Tuléar is not directly affected by cyclones. Although several of them occur in the Mozambique channel every summer. Under such circumstances rough seas, heavy swells and important rainfalls are to be observed in reef environment.

Tide and Tide Currents (fig. 22-26)

The tide regime in Tuléar is typically semi-diurnal, with two high tides and two low tides for each period of 24h50m. Spring tides and neap tides alternate regularly. During spring periods the maximum tide range is 3.15m. During neap period the minimum tide range is 0.25m. (The average range is 2.4m in spring tides and 0.8m in neap tides.) Mean sea level is 2.1m above datum. As a consequence of this important tide range, the reef flats are emerged at each low spring tide (the mean level of the reef flat is 0.9m above datum). However the tide regime on the reef flat is modified by the fact that some water remains embanked at low tide between the higher parts of the reef flat. These residual sheets of water are essentially the outer moat and the inner moat.

In the lagoon, the general direction of tide currents is parallel to shore and to the backreef edge, with a speed up to one knot in spring tide. The tide current network is very complex on the reef structures, particularly during spring tides, where the dominant feature is the drainage (outgoing tide) and filling (rising tide) of the inner moat.

Climatology

Air temperatures clearly show the existence of a cool winter (mean temp 21.9°C) and a warmer summer (mean 25.7°C). The difference between extreme temperature is as much as 36°, and the diurnal range of variation is always more than 10°C and sometimes more than 20°C.

Corals are exposed to extreme air temperatures, when emerged during low spring tides (low temperature during winter nights, high temperature during summer days), and this affects adversely coral growth on the reef flat.

The total annual rainfall is only 342mm, 80% of which falls during summer (November to April). Rainfalls are irregular and limited to a small number of days. Their influence on coral reefs is certainly extremely restricted, but on the shore, they account for the existence of a peculiar vegetation: the xerophytic bush.

PART III

ANALYSIS OF REEF COMMUNITIES

Coral Reefs of Tuléar BayA. The "Grand Récif" (figs. 27-60)

The outer slope is divided into two major biotopes: spur and groove system and lower coral flagstone. In the spur-and-groove system (0-20m) the following groups are dominant: Scleractinia, Alcyonaria (mainly Alcyonidae), crustose coralline algae. A conspicuous zonation is described: the upper zone (0-7m) owing to the exposed conditions, exhibits an impoverished aspect of the community found slightly deeper (7-14m). However, several species of *Acropora* are restricted to the reef margin (limit between reef flat and outer slope). Together with *Millepora platyphylla* they constitute the nucleus of a stock of species characteristic of the exposed upper slopes. The lower zone (14-20m) of the groove is an area of transition between the communities of the upper outer slope and of the coral flagstone. A zonation on the sidewalls of the spur-and-groove system is also described.

On the coral flagstone a markedly different community is to be found, in which the major components are: fleshy algae, Porifera, Hydroida, Gorgonaria, Antipatharia.

Three distinct zones have also been recognised on this coral flagstone. In the upper zone (20-25m) several species of Scleractinia appear, in particular in the family Pectiniidae. The dominant Alcyonaria are Nephtheids (genus *Spongodes* in particular) and numerous Porifera have been recorded. The intermediate zone (25-35m) shows a sharp decrease in species diversity and coverage of hermatypic corals. These are mostly Pectiniidae, several species of *Leptoseris* and of Mussidae. Fleshy algae are abundant (*Caulerpa brachypus*, *Halimeda*, *Trichogloea*, *Galaxaura*, *Mastophora*). Dominant invertebrates include Porifera (*Clathria foliascens*, *Petrosia testudinaria*, *Spirastrella inconstans*), Hydroida (*Halicornaria ferlusi*, *H. hians*, *Thecocarpus* spp., *Solanderia crosslandi*), Gorgonaria (*Muricella* spp., *Bebryce densa*). In the lower zone of the coral flagstone (35-55m) the relative dominance of Antipatharia and Gorgonaria increases, whereas that of algae and Porifera is reduced.

On the outer reef flat twelve different "biotopes" have been investigated and for each of them the composition of the fauna and flora is considered. The most peculiar group of biotopes is that of the spur upper platform, which is exposed to swell and wave action

(surf zone):

- Spur margin: Various *Acropora* and *Millepora platyphylla*.
- Fore part of the spur platform: *Acropora humilis*,
Pocillopora brevicornis setchelli. Crustose
coralline algae.
- Middle part of the spur upper platform: A diversified coral
fauna, together with Alcyonaria (genera
Sinularia and *Lobophytum*), Zoanthidae
(*Palythoa liscia*, *P. capensis*).

On the rest of the outer reef flat, fleshy algae, invertebrates (*Phyllospongia foliascens*, *Phyllospongia papyracea*), and even, but exceptionally, seagrasses (*Thalassodendron*) show a marked zonation.

The boulder tract is almost devoid of any coral life, apart from a few ahermatypic species, but there is a rich sessile fauna (Foraminifera, Porifera, Ascidiacea) on the under side of the blocks, and an important mobile fauna (Gastropods, Ophiuroids, Brachyurans) shelter amongst these blocks at low tide.

The coral formations of the inner reef flat include five major morphologically distinct components: the compact reef flat, the reef flat with coral alignments, the reef flat with scattered coral growth, the microatoll zone, the inner moat. The top of the coral-built formation is levelled, as a result of the emersion factor, hence its dead appearance. This is only a superficial aspect, and the inner reef flat biotopes are the second richest in the whole reef system, not only for corals, but also for the accompanying fauna and flora. Despite obvious morphological differences on the inner reef flat, there is no well-defined zonation of organisms. Most species are either widely scattered on the inner reef flat or show a regular gradient of abundance (positive or negative) from the boulder tract to the sandy accumulation. No coral species are exclusively characteristic of the inner reef flat.

Seagrass beds, emerging regularly at low spring tide settle on most of the sandy accumulation. Coral populations are scarce in that type of environment, with the exception of some species living in basins or hollows dug in the sediment, and of some free living species: *Diaseris distorta* (up to 1500/m² in some places), *Cycloseris cyclolites*, *Goniopora stokesi*, *Siderastrea radians*.

Two major types of organismic assemblages occur on the inner (back reef or lagoon) slope: seagrass beds and coral constructions.

Seagrasses show a distinct zonation with belts of *Syringodium isoetifolium* and *Thalassodendron ciliatum*, on the upper slope. They are then replaced by several species: *Cymodocea serrulata*, *Halodule uninervis*, *Thalassia hemprichii*, and, in the deeper zone only, *Halophila stipulacea* is observed. The coral communities of the lagoon slope have the highest species diversity of the whole reef system:

- Coral species can be divided into three major stocks:
 - Species restricted to the upper part of the slope (many *Acropora* and various *Seriatoporidae*).
 - Species restricted to the lower part of the slope. Most of these have massive growth forms.
 - Species occurring from the top to the bottom of the lagoon slope. They are extremely numerous, but a few of them may locally constitute monospecific populations at intermediate depths, such as *Porites somaliensis*, *Montipora foliosa*, *Acropora hyacinthus*.
- Coral knolls or patches scattered in the lagoon. They are basically composed of one very large colony, generally of a species with a massive growth form (*Diploastrea heliopora*, various species of *Porites*). Subsequently, a second generation of massive species settle on the original colony, followed by foliate or encrusting species. Lastly, species with a digitate growth form occur, particularly on the top of these knolls or patches. The vertical zonation is largely similar to that of the lagoon slope proper.

The analysis of coral reef communities along a transect across the "Grand Récif" is of general value. Some differences may however be encountered in some areas:

In the southern half of the "Grand Récif" the sandy accumulation is well developed, with a width of more than 2,000m. Seagrass beds are divided in two parts: one in front of the sand banks, with a tumuli-and-funnel type bottom topography, where *Thalassodendron ciliatum*, and *Thalassia hemprichii* are abundant, and one behind the sandbanks which is either a "mixed lawn", or, when the substrate does not emerge, a vegetation of *Thalassodendron* and *Syringodium*. The sandbanks themselves are well developed and, in their highest part, topped with retention benches built up by *Mesochaetopterus minutus*.

The general transversal zonation across the reef flat is less conspicuous on both the northern and southern extremities of the

"Grand Récif". In both places, the boulder tract and the sandy accumulation are not well developed, but on the contrary, the inner reef flat is covered with sand. This situation is a consequence of modifications in hydrodynamic conditions (swell refraction around the tips of the reef, and steady flow of water over the reef flat). These changes account for the unusual abundance of some species characteristic of water flow on the reef flat, such as *Phyllospongia* spp., *Mytilus auriculatus*, *Idanthyrus pennatus*. These particular organismic assemblages represent a stage of retrogradation of the reef ecosystem, under the preponderant influence of an edaphic factor.

Organismic assemblages related to accidental physiographic features (enclosed reef pools and lagoons, outer creeks. figs. 57-60)

Enclosed reef pools and lagoons represent a particular type of biotope in which the sedimentation of small sized particles is abundant, due to the absence of hydrodynamic actions. Coral assemblages show a marked zonation on the slopes which reach a depth of about 15m.

The upper slopes (0-2m) have a community structure very similar to that of upper back reef (inner reef) slope.

At intermediate depths, one frequently observes monospecific or paucispecific coral formations which vary, according to the inclination of the slope:

- Huge *Porites* heads on steep slope.
- *Montipora foliosa* or *Galaxea clavus* populations on gentle slopes, with little or no sediment deposits.
- *Millepora intricata* and *Pavona danai* on muddy slopes.
- *Fungia danai* or *Halomitra philippinensis* on very muddy slopes.

The last two formations often extend down to the lower limit of the slope (15m). In other instances the lower part of the slope shows an increase in corals coverage with massive colonies (*Porites*, *Favia*, *Diploastrea*, *Oulophyllia*, *Physogyra*) as well as flabello-meandroid colonies (*Lobophyllia*, *Plerogyra*). It is concluded that coral communities of reef pools and enclosed lagoons are very similar to that of the inner reef slope.

Outer creeks interrupt the outer reef structures (reef front, outer reef flat, boulder tract) and are major discontinuities of the reef tract. Despite differences in topography and in sedimentological condition, the zonation on their sidewalls is, once again, very similar to that of the back reef slope and of the reef pool and enclosed lagoon slopes.

The reef flat communities are deeply modified in the vicinity of these outer creeks. In particular they are connected with the inner reef flat by "spillways" of different structures, which correspond to various stages in the evolution of the constructions by calcium carbonate secreting organisms (crustose coralline algae in particular).

B. Coral islets and lagoon reefs (figs. 61-62)

Coral islets show several stages of development within one and the same reef evolutionary series. They are:

- Small patch reefs with a reef flat uniformly covered with *Acropora pharaonis* and *Acropora arbuscula*.
- Patch reef where the *Acropora* are dead in the central part of the reef flat.
- In the following stage, the living *Acropora* are restricted to reef rim. The dead *Acropora* are eroded and cemented together by Vermetid Gastropods (*Dendropoma*) and crustose coralline algae.
- The centre of the reef flat, is then covered by coarse sediment (fragments of dead *Acropora*) or by sandy sediments on which seagrasses settle (*Thalassodendron ciliatum*). At this stage the patch reefs lose their originally circular shape and tend to become kidney-shaped.
- In the bigger patch reef (which even lose their kidney-shape) mixed seagrass beds and secondary growth of coral develop. The differential growth of the reef front leads to the existence of outer creeks, and subsequently enclosed pools. In the most exposed areas of the reef front an embryonic groove-and-spur structure develops.

It is to be noticed that during such an evolution:

- There is a passage from an originally radial zonation to an axial (transversal) zonation.
- Seagrass beds settle before the secondary coral growth, (by opposition to the situation observed on the exposed outer

barrier reef). This is a consequence of the protected conditions prevailing on the lagoon reefs. Sediment transportation being reduced or non-existent, these accumulate where they have been produced or nearby.

Lagoon reefs only represent the last stage in the patch reef evolution above-mentioned. The community structure on the lagoon reef slopes are typical of an environment protected from hydrodynamic actions. The following zonation has been observed on the reef flat:

- Outer reef rim (*Acropora arbuscula*, *A. pharaonis*) slightly elevated above the mean level of the reef flat. On its outer margin some spur-and-groove structure can be observed, as well as the first stage of development of an *Acropora humilis* community. On the inner part of the rim, the *Acropora* are dead, eroded, and cemented together by *Dendropoma* and crustose coralline algae. Debris of broken branches of these *Acropora* constitute a shingle rampart, or a shingle spit. The system is exactly equivalent to the boulder tract of the outer barrier reef.
- Inner moat, with a dense cover of *Thalassodendron ciliatum* and some scattered corals.
- Coral zone on the reef flat, mostly composed of massive and microatoll-shaped colonies. Other conspicuous elements of this zone are the tall Porifera *Spirastrella poterionides* and Alcyonarians belonging to the genera *Lemmalia* and *Paralemmalia*.
- Sandy accumulation with a mixed vegetation of seagrasses (*Cymodocea serrulata*, *C. rotundata*, *Halodule uninervis*, *Halophila ovalis*). Seagrass beds show a marked zonation in the back reef area (slope towards the littoral channel). From the upper levels to the low water mark of spring tide the following succession is observed: *Halodule wrightii*, mixed lawns, *Syringodium isoetifolium* and *Thalassodendron ciliatum*.

The zonation pattern on the lagoon reefs show similarities with both the patch reefs (in the outer parts) and the barrier reef (inner parts). They represent an intermediate stage of evolution between the less advanced patch reef and the more advanced outer barrier reefs. Their lower exposure to hydrodynamic actions is the major cause that prevented them to reach the following and more achieved stage (outer reef type).

C. Coral banks

These coral structures are not true reef structures, and the Scleractinian populations are minor components of their communities. There are evidences that at some stage, during the Quaternary, these banks were flourishing reefs, in a more exposed condition than they are at present. In the recent period (one century) they have been covered by terrigenous sediments from the Fiherenana River. Their community structure can be summarised as follows:

- Important development of seagrasses which invade all the biotopes:
 - Gentle lagoon slope with *Thalassodendron ciliatum*.
 - *Syringodium isoetifolium* belt on the reef flat margins.
 - Mixed vegetation and *Halophila ovalis* - *Halodule wrightii* in the upper part of the sediment accumulation.
- Secondary importance of Scleractinian corals. The colonies are always scattered, and no cementation (by coralline algae or Vermetid Gastropod) has been observed. Bioconstruction processes are reduced to the "colony" level, and coral built formation leading to a reef structure do not exist. Therefore, the coral banks represent a very primitive stage in the series of the coral communities of the tropical Infralittoral.

The Fringing Reef of Sarodrano

The small fringing reef of Sarodrano experiences specific environmental conditions which make this reef very complex, and composed of a series of exceptional situations. Among the factors influencing this reef, we must quote:

1. Contact with the eocene abrasion platform, just below Barn Hill eocene cliff.
2. Transit of water masses entering and leaving Tuléar Bay, as well as swell refraction and diffraction.
3. Instability of the shore, which is a sandspit, with important sand dunes presently being eroded.
4. Slight tilting (basculage) of the whole area, in connection with the Onilahy submarine canyon.

5. The water of the river Onilahy is nutrient-rich but also brings on the reef important amounts of silt particles.

The outer reef flat, always narrow and without outer moat, is an area of active coral growth. Tall algae, in addition to the algal turf are well developed, and patches of *Thalassodendron ciliatum* occur here and there. In the northern part some populations of *Idanthyrus pennatus* indicate the importance of sediment transfers.

The boulder tract is of the rampart type, this rampart being divided into six major elements. A clear zonation is observed on the dead blocks which compose the rampart. From the lower level to the upper level we find:

- Tall brown algae (*Sargassum*) in particular.
- A belt of the Vermetid Gastropod *Dendropoma* sp.
- A belt of Zoanthids (*Palythoa capensis*, *Palythoa liscia*).
- A veneer of crustose coralline algae (? *Dermatolithon*) and, in the Mediolittoral Etage, *Tetraclita serrata*.

In the spillways, between the major rampart elements, thick beds of *Thalassodendron* settle, and they often invade the nearby outer reef flat. In the northern part of Sarodrano reef, important sand deposits exist in the spillways and *Idanthyrus pennatus* becomes common.

Sediment deposits are also important on the inner reef flat, and, as a consequence of this situation, seagrass beds occur immediately behind the boulder tract. (A similar situation is prevailing, in the coral reefs of North West Madagascar.) Scleractinian formations are scarce, and in poor conditions, except for the numerous microatolls which are well developed. The innermost zone of the reef flat is represented by largely eroded seagrass beds (mixed vegetation, and in the southern part of the reef, *Thalassodendron ciliatum*).

At the northern end of Sarodrano reef, the outer reef flat and part of the boulder tract are replaced by extensive formations of *Mytilus auriculatus* (as a consequence of the importance of water masses transit). The reef front itself is intensely eroded and takes the shape of a lobed reef margin, where *Acropora humilis* and *Acropora* cf. *penguins* are dominant.

The Reefs Between Ifaty False Pass and Beravina Point (fig. 63)

The coral reefs of the South-Ifaty region are characterised by the lack of boulder tract and of sandy accumulation. Instead, one can observe on the reef flat a continuous series of organismic assemblages where Scleractinian corals are dominant. It will be shown later that this situation corresponds to an early stage of development of coral reef communities.

On the outer slope, the spur-and-groove system is well developed, with wide grooves, and vertical or overhanging sidewalls. Coral growth is extremely lush, and Scleractinians are not uncommon on the groove floor.

As already mentioned, the reef flat exhibits quite a typical structure (no boulder tract, no sandy accumulation, and therefore no inner moat). The following organismic assemblages, have been recognised, the three first ones being characterised by an abundance of Scleractinian corals:

1. Fore reef flat, where crustose coralline algae (*Porolithon onkodes*, *Lithophyllum* sp.) are dominant. Scleractinian corals include *Acropora* cf. *danai*, *Acropora* cf. *penguins*, *Acropora humilis*, *Goniastrea retiformis*, *Stylophora mordax*, *Stylophora pistillata*, *Pocillopora brevicornis setchelli*.
2. Field of branching Scleractinia. This is the dominant element - from both a morphological and ecological standpoint - of South-Ifaty reefs. This zone is about 250m across, and is composed almost exclusively of two species of branching *Acropora*: *A. pharaonis* and *A. arbuscula*, with a substrate cover of 100%. The field of branching *Acropora* is located just behind the fore reef flat, and where the latter is missing, it reaches the reef front. In the fore part of this zone, the uniformity of the *Acropora* cover is locally interrupted by couloirs in which detrital material is transferred from the reef front to the reef flat. These couloirs normally end up on the reef flat in sedimentary trails which prefigure the embryonic domes of the boulder tract.
3. Inner reef flat with small isolated colonies. Behind the field of branching *Acropora*, all corals tend to have small sized colonies with a massive growth form. A number of these colonies are free living in adult stage, although they originally developed on a small solid substratum (detrital fragment of *Acropora*). Substrate cover by Scleractinia is only 50% on an average, but the species diversity is very high, with species seldom found on an emerging reef flat, such as *Astreopora listeri*, *Alveopora* sp., and *Turbinaria* spp. Other major components of this organismic

assemblage include green algae (*Valonia macrophysa*, *Boodlea composita*), brown algae (*Hydroclathrus clathratus*, *Colpomenia sinuosa* are particularly abundant), several Echinoids (*Echinometra mathaei*, *Stomopneustes variolaris*) and *Tubipora musica*.

Scattered in this zone are small sedimentary trails composed of broken *Acropora* branches, encrusted by coralline algae. These sedimentary trails represent the transit towards the back reef of coarse material that will deposit on the innermost part of the reef flat and on the inner slope, where it constitutes the "ballast" which is the framework of the substratum on which seagrasses settle.

4. Seagrass beds. In the reefs of the South-Ifaty region seagrasses are in the process of settling on the back reef flat, on sediment deposits that are not abundant and not yet stabilised. In areas where the very coarse sediment (broken branches of *Acropora*) is dominant, *Thalassodendron ciliatum* settles first in discoidal, then annular patches. Later on, when enough fine sediment has been trapped, a mixed vegetation (*Halodule uninervis*, *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*) develops. In areas where deposits of fine particules are dominant, *Halophila stipulacea* settles first, and is followed in a subsequent stage by a mixed lawn, as above.

The inner slope is mostly composed of seagrass beds where, in addition to the species already mentioned on the reef flat, *Thalassia hemphrichii* is common.

The Reefs Between Beravina Point and 23°18'S (Songeritelo Region)

The specific ecological characters of the reefs of Songeritelo region are the consequence of the following local conditions:

- Lack of development of the original reef nuclei (as defined by Picard, 1967) independently of their own stage of evolution.
- Influence of the nearby Fiherenana estuary which implies:
 - Outflow of low-salinity water above the reef flat and presence of a complex system of spillways.
 - Input of terrigenous sediments which either deposit on the reef flat or transit towards the outer reef.

The outer slope is characterised by the importance of concretion processes which account for the development of a network

of cavities, caves and tunnels under the outer reef flat. It is likely that this indicates a phase of local and rapid seaward growth of the reef.

The boulder tracts are generally replaced by an organic structure composed of lamellar coralline algae cemented together with a Vermetid Gastropod (*Dendropoma*). The development of such a structure, is favoured by the permanent laminar flow of water of the reef flat, even at low tide. In some places, this construction is topped by formations of *Idanthyrus pennatus*. The back part of the whole structure is cemented by thick calcium carbonate deposits of *Neogoniolithon* cf. *fosliei*.

The generalised sediment depositions on the inner reef flat, have the following consequences:

- Reduction in Scleractinian species diversity.
- Development of Metaphyte populations (algae and sea-grasses).
- Effacement of the clear zonation which is replaced by patches of corals, algae or seagrasses.

The community structure of the numerous spillways varies as follows according to the relative importance of hydrodynamical and sedimentological factors:

- Slow and laminar flow of water at low tide, without sediment: dominance of *Jania* cf. *rubens*, *Phyllospongia papyracea* and *Phyllospongia foliascens*.
- Channelled outflows: barren reef rock when the current is rapid, *Thalassodendron ciliatum* when the current is less rapid.
- Important transport of sediment: development of *Idanthyrus pennatus*.

PART IV

SYNTHESIS AND RESULTS

Faunistic and Zoogeographic ProblemsThe malagasy Scleractinian fauna

The total number of hermatypic Scleractinia genera and subgenera so far recorded is 62 for Tuléar (general table in appendix) and 63 for Madagascar as a whole. These values are remarkably high and make Madagascar the region with the richest Scleractinian fauna throughout the Indopacific. The following comments must be made on these results:

1. The malagasy Scleractinian fauna is much richer than suggested by Wells' classical paper (1954) which was based on fragmentary data. Although Madagascar is laterally situated in the tropical Indo-Pacific region, the average sea temperature values allowed to predict a richer fauna.
2. It does not seem logical, however to consider Madagascar as the richest area for Indopacific Scleractinia. The lack of data in many areas does not mean low diversity and the high values obtained in Tuléar reflect the continuity and intensity of the collecting effort in this particular locality.
3. The present data complement those published by Rosen (1971b). It appears that the Western Indian Ocean, as a whole, shows a very high generic diversity which was so far unsuspected, with, in particular, a ridge extending from Madagascar to Ceylon, and including Aldabra, Seychelles and the Maldives.
4. From the present study, Rosen's considerations on Scleractinian generic distribution in Indian Ocean can be complemented as follows:
 - a. Genera widespread throughout tropical Indopacific (36 genera).
 - a . 12 genera and subgenera recorded in more than 50% of Indian Ocean localities for which we have relevant information:
¹ *Acropora*, *Pocillopora*, *Porites* (*Porites*), *Favia*, *Favites*, *Montipora*, *Pavona* (*Pavona*), *Galaxea*, *Platygyra*, *Fungia* (*Fungia*), *Cycloseris*, *Stylophora*. In Tuléar, these genera are abundant, with the exception of *Cycloseris*.
 - a . 24 genera and subgenera recorded in 25 to 50% of Indian Ocean localities:
² *Goniastrea*, *Lobophyllia* (*Lobophyllia*), *Hydnophora*, *Cyphastrea*, *Turbinaria*, *Echinopora*, *Psammocora* (*Psammocora*), *Goniopora*, *Plesiastrea*, *Coscinaraea*, *Herpolitha*, *Leptastrea*, *Seriatopora*, *Pachyseris*, *Astreopora*, *Leptoria*,

Fungia (*Pleuractis*), *Fungia* (*Verrillofungia*), *Leptoseris*, *Alveopora*, *Acanthastrea*, *Psammocora* (*Plesioseris*), *Fungia* (*Danafungia*), *Symphyllia*. Among these genera, *Astreopora* and *Plesiastrea* are not abundant in Tuléar.

- b. Genera and subgenera recorded throughout the Indopacific but scattered in Indian Ocean: *Fungia* (*Ctenactis*), *Porites* (*Synaraea*), *Merulina*, *Stylocoeniella*, *Mycedium*, *Oulophyllia*, *Echinophyllia*, *Podabacia*, *Diploastrea*, *Trachyphyllia*, *Oxypora*, *Plerogyra*, *Pectinia*, *Cynarina*.
- c. Genera not widespread in Indian Ocean, and which seem to be more abundant in the Indo-Malayan region: *Caulastrea*, *Halomitra*, *Polyphyllia* (recorded from the N.W. of Madagascar), *Parascolymia*.
- d. The last group is heterogeneous and includes:
 - d¹. Genera probably restricted to the Western Indian Ocean: *Siderastrea*, *Horastrea*, *Gyrosmilia* (previously recorded by Pichon, 1964 as *Ctenella*), *Astraeosmilia*.
 - d². Genera without precise zoogeographic significance: *Physogyra*, *Blastomussa*, *Agariciella*, *Montastrea*, *Anomastrea* (*Pseudosiderastrea*).
5. The following genera and subgenera have not been recorded yet from Madagascar: *Anomastrea* (*Anomastrea*), *Psammocora* (*Stephanaria*), *Euphyllia*, *Pavona* (*Polyastra*), *Anacropora*, *Ctenella*. The first three of them which occur in nearby localities, could be recorded in Madagascar. *Pavona* (*Polyastra*) and *Anacropora* are neither widespread nor abundant and *Ctenella* is recorded only from Chagos and Saya de Malha.

The problem of the dispersion centre

Both Rosen's studies (1971b) and our present results tend to prove that, in the present status of our knowledge, the generic diversity of the Western Indian Ocean Scleractinian fauna is at least the same as, or even higher than that of the "Classical" Indonesian dispersion centre. Rosen already formulated the hypothesis of two dispersion centres for the Indopacific Scleractinian fauna, the second one being the Central West Indian region. One cannot exclude, however the possibility of only one dispersion centre, but much larger than previously expected. This single centre would be apparently split in two parts due to the existence of the "east Indian barrier", South of Bengal Gulf (lack of insular relays).

The problem of marginal belts

From a biogeographical standpoint marginal belts for the Scleractinia are characterised as follows:

- Marked qualitative and quantitative decrease of the components.
- Existence of endemic forms in each of the marginal belts.

At a generic level, a specific marginal fauna is hardly detected: *Anomastrea* is characteristic of the South African region, and *Homophyllia* of the South Australian region.

In Madagascar, the Scleractinian fauna is strikingly homogeneous from North to South: with the exception of *Polyphyllia*, the same genera are found in both Nossi Bé and Tuléar, despite a latitude difference of 10 degrees. Tuléar, however is the southwesternmost extension of the area of maximum diversity. South of the Onilahy the reefs show a very poor coral fauna, and are in a state of reduced vitality. This situation is a consequence of the rapid decrease in ocean temperatures.

Bionomy of Coral Communities

I. Distribution of Scleractinian corals (figs. 64 & 65)

A. Species diversity

Species number have been studied in the 25 biotopes in which the barrier reef system has been divided:

- The reef slopes show a higher species diversity than the reef flat.
- On the reef flat, biotopes with a low species diversity are those which are largely emerged at low tide (reef glacis, boulder tract), or those where sediment deposits are important. On the contrary, inner and outer moat show a higher species diversity.
- In non-emerging biotopes, hydrodynamic factors play a major role in coral reef distribution, species diversity being higher in protected biotopes: lagoon slopes are richer than the outer slopes, the inner moat is richer than the outer moat. On the reef slopes, other factors also influence coral distribution: light on the outer slope, sedimentation on the lagoon slope (very muddy slopes show a low species diversity).

B. Surface coverage

The percentage of surface coverage by corals in each biotope shows a fairly good correlation with the species diversity.

Formations such as supercolonies, monospecific or paucispecific assemblages do not alter the general balance of the species composition. This does not apply, however, in early stages of reef development, such as those described from South Ifaty.

In biotopes which do not offer favourable conditions, coral coverage will remain very low, even when the species diversity shows average values (small sized colonies, in a state of reduced vitality).

C. Action of the major ecological factors

1. Light

Coral species have different requirements for light, and after discussing Laborel's classification (1967) they are grouped in the following categories:

- Strict photophilic species (on the reef flat and upper slopes).
- Tolerant photophilic species (reef flat and slopes except lower slopes).
- Hemisciaphilic species (lower slope).
- Sciaphilic species (hermatypic).

2. Hydrodynamic factors

From the reef front, there is a decreasing gradient in hydrodynamic actions, on the reef flat (from the outer reef towards the lagoon) and along the slope, downwards. It has been noticed that given hydrodynamic conditions, are related to dominant coral growth forms:

- Very exposed conditions: thick encrusting colonies.
- Exposed conditions: digitate colonies (short and thick digitations).
- Partly protected conditions: tall branching colonies.
- Well protected conditions: massive and hemispherical colonies.

There is therefore a correspondence in the dominant growth forms in the communities of the reef flat and that of the slopes.

3. Sedimentation

The influence of sediments deposits of coral communities is related to coral ability to clear away the particules falling on their tissue. Four cleaning mechanisms (Hubbard & Pocock, 1972) can be involved either independently or in combination:

Elimination by gravity, after the tissues are distended by ingestion of water, tentacular action, ciliary action, and continuous mucus secretion.

II. Coral reef synecology

Species have been classified according to their ecological significance, and with respect to their "Fidelity" to an organismic assemblages in the following categories: exclusive characteristics, preferential characteristics, and, when edaphic factors are locally dominant: strict local characteristics and tolerant local characteristics.

A. The coral flagstone

Exclusive characteristics: *Pectinia lactuca*, *Cynarina lacrymalis*, *Blastomussa merleti*, *Blastomussa* sp., *Dendrophyllia* n.sp. A number of species of algae, Porifera, Hydroids, Alcyonarians, Gorgonians, Antipatharian also fall in this category.

Preferential characteristics: *Echinophyllia aspera*, *Oxypora lacera*, *Horastrea indica*, *Gyrosmlia interrupta*, *?Parascolymia vitiensis*, *Tubastrea micrantha* (the latter when currents are noticeable).

B. The reef tract

1. Spur-and-groove zone: The only characteristic species are Alcyonarians: *Lithophytum arboreum*, *Sinularia macropodia*, *Nephthea striata*.
2. Change of slope in exposed conditions (reef front).
 Strict local characteristics: *Acropora danai*, *A. decipiens*, *A. rotumana*, *A. cf. penguins*.
 Tolerant local characteristics: *Pavona clavus*, *Pocillopora brevicornis setchelli*, *Millepora platyphylla*.
3. Outer reef flat:
 Strict local characteristics: *Acropora humilis*, *Chlorodesmis* cf. *Hildebrandtii*, *Jania* cf. *rubens*, *Eucheuma edule*, *E. cf. speciosum*, *Lobophytum patulum*, *Sinularia marenzelleri*.
 Tolerant local characteristics: *Turbinaria decurrens*, *Lithophyllum* sp., *Porolithon onkodes*, *Lobophytum depressum*, *L. meandriforme*, *Palythoa liscia*, *P. capensis*.
4. Inner reef flat:
 Strict local characteristics: *Turbinaria condensata*, *Sargassum* cf. *heterophyllum*, *Neogoniolithon* cf. *Fosliei*, *Lithophyllum moluccense*, *Lithothamnium erubescens*. (No Scleractinians).
 Tolerant local characteristics: *Psammocora contigua*,

Acropora palifera, *Stylocoeniella guentheri*, *Millepora exaesa*, *Palythoa multisulcata*, *Zoanthus sansibaricus*.

5. Upper slopes and reef flat in protected conditions:
Acropora pharaonis, *A. arbuscula*.
6. Lagoon slopes:
Tolerant local characteristics: *Acropora echinata*, *Montipora foliosa*, *Merulina ampliata*, *Galaxea clavus*, *Halomitra philippinensis*, *Fungia danai*, *Favites* n.sp., *Lobophyllia hemprichii*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichtensteini*, *Symphyllia recta*, *Oulophyllia crispa*, *Oulophyllia* sp.
7. A number of species are widely distributed in reef biotopes. Among these are: *Amansia glomerata*, *Aglaophenia cupressina*, *Tubipora musica*, *Stylophora pistillata*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Favites virens*, *Goniastrea pectinata*, *G. retiformis*, *Platygyra daedalea*, *Hydnophora microconos*, *Echinopora gemmacea*, *Galaxea fascicularis*.

There is a complete gap between the organismic assemblages of the coral flagstone and of the reef tract proper, and the existence of two distinct biocoenoses is recognised:

- A reef biocoenose, where hermatypic Scleractinia and non-articulate coralline algae are dominant.
- A sub reef biocoenose, or coral biocoenose, fairly homogeneous in its composition where algae, Porifera, Gorgonian, Scleractinians and Antipatharian are dominant. This biocoenose is basically determined by and under the control of a climatic factor (light), but such a biocoenose exhibits a succession of different local aspects each of them being related to the moderate action of a particular edaphic factor.

Evolution of Coral Reef Communities (figs. 66-70)

Synecological studies in coral formations of Tuléar have shown that reefs have different biological structures, which correspond to various stages of one and the same evolutionary process.

Younger stages are characterised by a continuous zonation of Scleractinian corals across the reef flat. This zonation is in accordance with the succession of coral growth forms determined by the decreasing intensity of hydrodynamic phenomena. Juveniles stages are also characterised by the activity of limestone-secreting organisms, and by the quasi-absence of sedimentary deposits on the reef flat.

Coral reefs which have reached their maturity show a state of stable balance whereby reef building organisms and sedimentary deposits have approximately the same importance. Deposits of various sediments entail the existence of an inner moat and secondary coral-built formation in the inner reef flat. The existence of fine sediments also account for the settlement of seagrasses.

Degradation aspects depend upon the predominant influence of an edaphic factor, hydrodynamic factor essentially, intervening either directly (transit of water masses, spillways, uprush, sea state) or by controlling transportation and deposition of sediments. In any case, Scleractinian communities are much reduced, and they can even completely disappear in the most degraded stages. They are generally replaced by other Cnidarians (Millepora, Alcyonarians, Zoanthids) or by Metaphytes.

Free Living Scleractinian Coral Communities

Free living coral species are not infrequent in coral reef ecosystems. Most of these species are components of soft bottom reef communities, of which they represent an epibiotic aspect.

In Madagascar 23 species of free living Scleractinians are commonly found in the reef environment, out of which 12 belong to the family Fungiidae. Free living corals include species which are permanently free living (in adult stages) and species which are normally sessile but may occasionally be found free living. The colonies are then generally almost or completely spherical, with the corallum completely covered by the soft parts. (*Siderastrea*, *Goniopora*, *Cyphastrea*.) Most free living species lie on the surface of the sediment (with the exception of the root-taped *Trachyphyllia*) and are moved by tide currents, fish feeding activity, and sometimes by autonomous locomotary activity (*Diaseries distorta* in particular).

The existence of free living species within the reef system is largely dependant upon the nature and granulometric composition of the sediment. All major reef biotopes have populations of free living species, which are distributed as follows:-

A. Coarse clean sand

1. Outer slope:- *Leptoseris papyracea*, *Herpolitha limax* on the lower part of the spur-and-groove zone.
 - *Diaseries distorta*, *Trachyphyllia geoffroyi* and *Sphenotrochus* sp. in the deeper outer slope.

2. Passes: - *Trachyphyllia geoffroyi*, *Diaseris distorta*, *Sphenotrochus* sp., *Heteropsammia michelini* (up to 60 colonies/m² for the latter).
3. Reef Flat: - Several species of *Fungia*, and on the lagoon margin: *Goniopora stokesi*, *Siderastrea radians*, and occasionally *Diaseris distorta*, and *Cycloseris cyclolites*.

B. Muddy sand, sandy mud, and pure mud in lagoon biotopes

1. Muddy sand:- *Heteropsammia michelini* and *Heterocyathus aequicostatus*, (with densities up to 200 colonies/m² for the former). Although the two species are frequently found together, *H. michelini* also occurs on clean pure sand, whereas *H. aequicostatus* is more tolerant to a higher mud content, and is therefore to be found in deeper water and in areas where terrigenous deposits exist. *Diaseris distorta* also occurs on muddy sand, in many lagoons.
2. Sandy mud and pure mud: - In extremely sheltered areas, such as some parts of the back reef slope, as well as slopes of enclosed pools and lagoons, muddy substrates are covered with corals belonging to the family Fungiidae. *Herpolitha limax*, an ubiquitous species is found in that particular type of environment, together with the more characteristic *Halomitra philippinensis*, *Polyphyllia talpina*, *Fungia danai*.

It should be stressed that in many cases, reliable ecological data are still lacking, and the ecological significance of free living corals remains uncertain.

PART V

GENERAL CONCLUSIONS

Position of Reef Coral Communities in the Littoral BenthosI. Vertical zonation

The "subreefal biocoenose" actually corresponds to the *Echinophyllia* zone and the *Leptoseris* zone, defined by Wells (1954), of which the lower limit, in Bikini is 145m. Despite the water clarity, it is likely that this value is too deep to be included in the Infralittoral Etage, (which is characterised by the possible existence of seagrasses). In the Red Sea however, *Halophila stipulacea* has been collected down to about 70m, which also represents the lower limit of *Echinophyllia* in this area. It is likely, though, that *Halophila stipulacea* is an exception amongst seagrasses, by its tolerance to low illumination. The "subreefal biocoenose" of the lower outer slope (coral flagstone) actually belongs to the Circalittoral Etage, as shown by its overall composition.

The "reef biocoenose" which is composed of photophilic organisms: (hermatypic corals, crustose coralline algae) belongs to the Infralittoral Etage, and develops throughout the whole vertical range of this Etage.

One should also notice in this Etage:

- The paucity of non-reefal infralittoral hard bottoms.
- The ability of Scleractinian corals to develop either on hard bottoms or on soft bottoms.
- The role of climatic factors (light) in the establishment and progressive evolution of the reef biocoenose (although, at maturity, the surface aspects of the reef tract are largely under the control of edaphic factors).

The photophilic reef biocoenose is hereby considered as being the climax of the Infralittoral Etage in tropical seas.

In seas without tides, the reef biocoenose is best compared to the "photophilic algae" biocoenose of the Mediterranean infralittoral (although the latter is not the Infralittoral climax). In temperate seas with important tide ranges, the vertical extension of the reef biocoenose is similar to that of the Laminarian brown algae.

II. Horizontal zonation

The principles of an horizontal (or transversal, i.e. from shore to open sea) zonation have been introduced by Picard (1967) who defines an "Ensemble" as follows:

"An Ensemble is a unit of the benthic space, in which the conditions are homogeneous (or vary regularly between the limits of each unit) from the following standpoint: hydrodynamics, morphology, sedimentology, bionomy."

The application of the "Ensemble" concept to coral reefs leads to the definition of three units: Front-reef Ensemble, Epi-reef Ensemble, and Back-reef Ensemble.

- Front-reef Ensemble

The Front-reef Ensemble includes the sub-reef communities of the coral flagstone, the spur-and-groove zone, the upper spur platform.

- Epi-reef Ensemble

The Epi-reef Ensemble covers the following zones:

- Zone of transfer and deposit of blocks and very coarse particles (outer moat, reef glacis, boulder tract).
- Zone of transfer and deposit of gravels, and more or less coarse sands (coral built formations of the inner reef flat).
- Zone of retention of fine sands (sandy accumulation and seagrass beds).

- Back-reef Ensemble

The Back-reef Ensemble includes all the lagoon biotopes which fall into three major categories:

- Coral (or at least skeletal) sands, largely contaminated, in Tuléar, by terrigenous elements.
- Seagrass beds (*Halophila stipulacea*, *Halophila ovalis*).
- Coral built formations (lagoon patch reefs, knolls, pinnacles).

When the lagoon is large enough to allow a sufficient fetch, lagoon reefs have a windward side which displays typically front-reef conditions. This is interpreted as an example of a front-reef enclave, within a post-reef Ensemble.

Comparative Bionomy- Front-reef Ensemble

A - The coral flagstone -

The "*Echinophyllia* and *Leptoseris*" community of the outer reef flagstone in Tuléar is similar to that described by Gardiner (1903) from Maldives and by Wells (1954) from Bikini. However, our studies, (both in the Red Sea and Indian Ocean) show:

- that there is no well defined limit between an *Echinophyllia* zone and a *Leptoseris* zone, both of them being present simultaneously, but with a local dominance of either *Echinophyllia* or *Leptoseris*;
- that other genera belonging to the same two families (Agariciidae and Pectiniidae) are consistently present together with the above-mentioned genera, in particular:

Agariciidae: *Pachyseris*

Pectiniidae: *Oxypora*, *Pectinia*.

Accordingly, we have suggested (Pichon, 1972a) that this lower zone of the outer slope be named the "Agariciidae and Pectiniidae zone";

- that some Mussidae, such as *Cynarina lacrymalis* and *Blastomussa merleti*, although not necessarily abundant, can be considered as characteristic of this zone.

The deep outer slope community has been recognised on all investigated Indo-pacific reefs, so long as the outer slope has been studied deep enough, its bathymetric limits and vertical extension being largely dependent upon water limpidity.

In the Caribbean (Jamaica), Goreau and Hartman (1963) recorded on the deeper outer slope, between 40 and 70m, an *Agaricia* community (*A. undata*, *A. fragilis*, *A. cucullata*) which is an excellent equivalent to the Indo-pacific Agariciidae (*Pachyseris*, *Leptoseris*) community.

The same authors, as well as Roos (1964) and Laborel (1967) did insist on some characteristics of Atlantic reef which we ourselves pointed out for the reefs of Tuléar (Fig. 36):

- Reduced activity of limestone-secreting organisms (crustose coralline algae, Scleractinian corals).
- Importance of the sponge fauna.

There is therefore a marked overall similarity in the community structure of the deep outer slope of the Atlantic and Indo-pacific reefs.

B - Spur and groove zone and spur upper platform -

This is a very exposed part of the reef and data are very few in number. In many instances this zone is characterised by an algal ridge, but this is not a constant feature, as pointed out by Guilcher *et al.* (1965): "One must not consider the algal ridge as a character of oceanic reefs, exposed to a heavy swell. The algal ridge only exists in some regions of the tropical coral seas, and is missing in other regions." The latter is the case in Tuléar despite the existence of *Porolithon onkodes*. In the Caribbean, Wells (1957) considered that the algal ridge cannot develop as a consequence of a very low level of the reef flat (never emerged). The important difference between the level of the reef flat and the mean sea level could also explain the absence of algal ridge in Tuléar: During most of the tidal cycle the depth of water above the spur upper platform would ensure a protection from the swell action and the hydrodynamic balance would not be high enough to allow the development of an algal ridge.

In the Seychelles, Rosen (1971a) pointed out a correspondence between the hydrodynamic conditions and the average growth forms of corals (i.e. dominant species). Rosen defines three "assemblages" which are arranged in a vertical succession; from shallow to deeper water:

1. Exposed conditions: Species with thick and short digitations (*Pocillopora* assemblage).
2. Semi-protected conditions: Tall branching species (*Acropora* assemblage: *Acropora formosa*, *A. pharaonis*)
3. Protected conditions: Dominance of massive species (*Porites* assemblages).

This scheme applies to the zonation observed in the spur and groove zone of the reefs of Tuléar. However, the extremely exposed conditions of the reef front in Tuléar do not appear to exist in Seychelles where Rosen does not mention any aspect with *Acropora decipiens*, *A. danai*, *A. rotumana* (which can be included within category 1 above). To a large extent it appears that a correspondence between hydrodynamic actions and average growth form can also be defined, in Atlantic reefs from the results published by Goreau (1959), Lewis (1960), Roos (1964) and Laborel (1967). This scheme is, not unexpectedly, similar to the Indo-pacific one:

1. Upper zone (exposed conditions), with *Millepora alcicornis*, *Diploria* spp. and *Acropora palmata*, the latter being an equivalent of the *Acropora decipiens*, *A. danai* group of the Indo-pacific. This is an equivalent of Rosen's *Pocillopora* assemblage.

2. Intermediate zone (semi-exposed conditions): Tall branching species (*Acropora cervicornis*).
3. Lower zone (protected conditions): With a dominance of massive growth forms, particularly *Montastrea*.

- Epi-reef Ensemble

General features of reef flat community structures are more difficult to pinpoint than on the reef slopes, and there is a considerable range of local variations. This results from the fact that the surface features of the reef flat are largely determined by the local influence of edaphic factors, and also largely influenced by the recent geological reef history.

Coral reef communities of the inner reef flat seem to be widespread in the Indo-pacific, although they are rarely as developed as they are in South-west Indian Ocean. There is a common list of species amongst which the dominant ones are: *Acropora palifera*, *Porites somaliensis*, *P. lutea*, *P. andrewsi*, *Heliopora coerulea*. More importantly, the distribution of Scleractinian communities on the reef flat complies with the law of correspondence between hydrodynamic conditions and growth forms. Thus, from the more exposed conditions (seaward) to the more protected conditions is an assemblage where tall branching species are dominant (*Acropora pharaonis*, see Fig. 63, 66), followed by a zone of predominantly massive species (*Porites*, *Heliopora*). These correspond to Rosen's assemblages number 2 and 3, as mentioned above. On the reef flat, this general scheme can be locally altered, for instance when an inner moat develops.

Comparison with Atlantic reef flats are difficult:

- Atlantic reef flats are as a rule very narrow and Scleractinian corals are very few in number.
- These reef flats are never emerged (Brazil) or only exceptionally emerged: The lack of species able to withstand any prolonged emersion is likely to be a consequence of the relatively low species density of the Atlantic reef coral fauna. This particular ecological niche seems to remain practically empty.

- Back-reef Ensemble

In the back-reef ensemble, a vertical zonation of coral-built formations is not as conspicuous as on the outer slope. As a consequence of the more protected conditions, the "*Pocillopora* assemblage" which characterises the upper slopes in very exposed condition does not exist.

Tall branching growth forms (such as *Acropora pharaonis* and

Acropora formosa) are dominant on the reef flat margins and upper lagoon slopes, together with tabular species (*Acropora hyacinthus*).

Communities predominantly composed of massive species (*Porites*, *Diploastrea*) are found in a shallower situation in protected environment (lagoons) than on the outer slopes.

Such a situation which is the rule throughout the Indo-pacific also applies to Atlantic reefs: Goreau (1959) and Laborel (1970) record the existence in shallow depths, in the lagoons, of massive species (*Montastrea cavernosa*, *M. annularis* which live normally deeper on the outer slope). These authors also mention a fact which we have also pointed out in Tuléar: The richness (and density) of the Scleractinian fauna on the reef slopes in protected conditions.

The Integrated Ecological Model of Coral Reefs

The reef formations, in the Indo-pacific, show a remarkable morphological and biological diversity. This is even more so when we include Atlantic reefs in the comparison. However, it appears that the major unifying principles of reef zonation which we have defined in Tuléar are valid on a world-wide basis. One can therefore propose an integrated model of reef bionomy, the basis of which is defined by the following general scheme:

A. Sub-reefal biocoenose (Circalittoral Etage)

- Dominance of Agariciidae (and Pectiniidae in the Indo-pacific).
- Limestone-depositing activity very weak or nil.
- Importance of the sponge fauna.

B. Reef biocoenose (Infralittoral Etage)

- Very high activity of limestone-depositing organisms (mostly Scleractinia and crustose coralline algae).
- From the reef front, vertical succession (on the slopes), and horizontal succession (on the reef flat) of the following zones:
 1. Zone where the dominant growth form are encrusting (or) with short and thick digitations.
 2. Zone where branching forms are dominant (*Acropora pharaonis*, *Acropora formosa* in the Indo-pacific, *A. cervicornis* in the Atlantic).
 3. Zone where massive forms are dominant: (*Porites* spp., *Montastrea* spp.).

P R E M I E R E P A R T I E

I N T R O D U C T I O N

HISTORIQUE

LES GRANDES ETAPES DE LA CONNAISSANCE DES RECIFS CORALLIENS A MADAGASCAR

L'historique de l'exploration scientifique de Madagascar est, pour ses phases principales, liée à celle de la Mer Rouge et de l'Océan Indien. Il était généralement admis, avant l'Expédition Internationale dans l'Océan Indien (1958), que cette exploration avait été comparative-ment quelque peu négligée. Cette affirmation de portée très générale ne vaut en fait que pour les dernières décennies ; encore verrons-nous que, durant cette période, les récifs coralliens n'ont pas cessé d'attirer l'attention des naturalistes.

LES PREMIERS TEMPS

Dans sa "Géographie", le célèbre astronome PTOLEMEE mentionne sous le nom de Menuthias une île, fréquentée par des marins grecs au début du 2ème siècle après J.C., et située à plus de 5° dans l'Est Nord Est du Cap Prasum (côte orientale d'Afrique). Dix siècles plus tard, le géographe arabe EDRICI, synthétisant les récits des voyageurs arabes du Moyen Age, dénomme CHEZBEZAT la plus grande des îles Zanedj, elles-mêmes situées auprès du pays des Zendj (Afrique Orientale).

Il ne fait pas de doute aujourd'hui que les noms de Menuthias et de Chezbezat ont, l'un et l'autre, été employés pour désigner l'actuel-
le Madagascar.

Au **Moyen Age**, les connaissances géographiques des occidentaux (lesquels se sont dans la plupart des cas, contenté de recopier maladroitement EDRICI) étaient beaucoup moins précises et moins complètes que celles des arabes. Ceci est sans doute la raison pour laquelle la grande île africaine demeura inconnue des européens jusqu'au début du 16ème siècle.

C'est vers le milieu de l'année 1501, en effet, que Pedralvarez CABRAL ramena à Lisbonne - après un long voyage qui l'avait conduit, à la suite de Vasco de GAMA, jusqu'à Calicut- la nouvelle de la découverte de Madagascar. Celle-ci, aperçue pour la première fois par Diego DIAZ l'année précédente, albit ainsi être révélée au monde occidental.

REPRESENTATION CARTOGRAPHIQUE DES RECIFS

Les documents rapportés par Vasco de GAMA et Pedralvarez CABRAL permirent aux Portugais de cartographier aussitôt les régions explorées. C'est ainsi que, dès 1502, Madagascar figurait dans le planisphère de CANTINO, avec une forme et une position certes approchées, mais différent déjà radicalement des représentations fantaisistes de la Madagascar imaginée par BEHAIM (1492) par suite d'une mauvaise interprétation des récits de Marco Polo.

En même temps que les côtes de Madagascar, les navigateurs portugais en devaient découvrir les récifs coralliens auxquels ils allaient immédiatement prêter une grande attention. Ces récifs, en effet, représentaient à l'époque un danger considérable pour la navigation, déjà fort hasardeuse par ailleurs. Aussi ne doit-on pas s'étonner de voir que les formations coralliennes sont figurées de façon plus ou moins habiles sur les cartes qui furent dressées dès le début du 16ème siècle, à l'époque des grandes découvertes.

C'est ainsi que pour Madagascar, la carte de Peidro REINEL (1517) mentionne, très sommairement, cela va de soi, les récifs et îles à cayes de la côte Ouest, notamment entre l'Onilahy et le Cap Saint Vincent, d'une part et, plus au Nord, dans la région du banc Pracel et des îles Barren d'autre part.

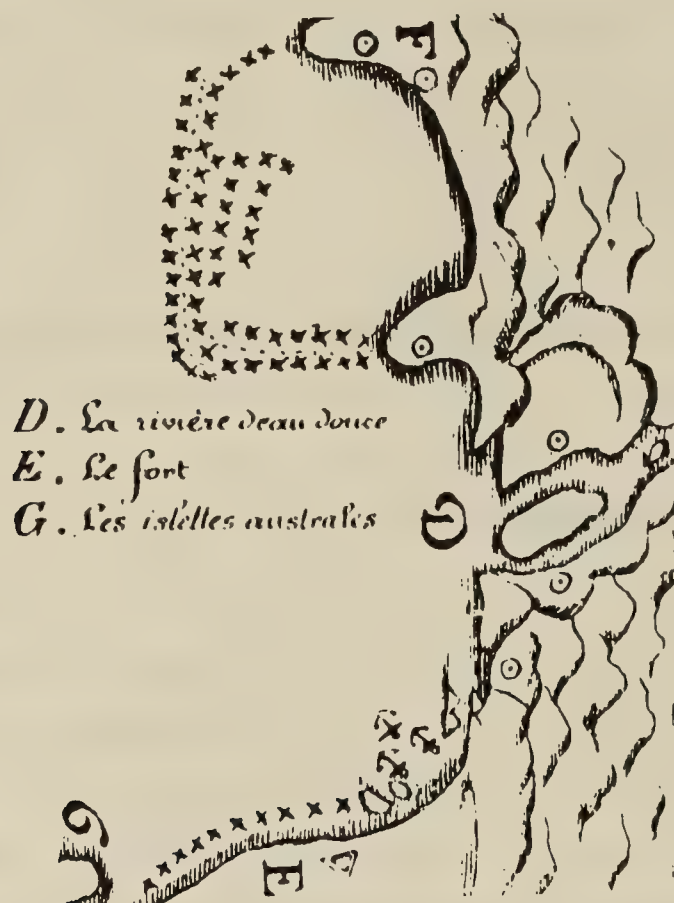


Fig. 1 Carte de la région de Tuléar
et de la Baie de St Augustin
(C. de HOUTMAN , 1595)

Il en est de même pour la baie de Tuléar et de Saint Augustin : la première carte qui en fut donnée (Cornelius de HOUTMAN, 1595) indique déjà de façon approximative, l'existence de récifs dans le tracé desquels on peut reconnaître sans trop de difficultés, l'allure générale quoique très déformée du "Grand Récif".

A cette même époque, on trouve dans l'une au moins des éditions des voyages de Jean Hugues de LINSHOT (édition de DE BRY, 1601), le premier document scientifique concernant Madagascar : il s'agit d'une description du bétail et des fruits qui se trouvent à Saint Augustin, sur la côte Sud-Ouest, description accompagnée d'une planche représentant diverses plantes de cette région.

PREMIERE DESCRIPTION DES RECIFS MALGACHES

Il a fallu cependant attendre plus de 150 ans avant que le Chevalier de FLACOURT, commanditaire de la Société de l'Orient (qui devait devenir en 1664 la Compagnie des Indes Orientales) ne fasse paraître, en 1658, son "Histoire de la Grande Ile", premier ouvrage sur Madagascar, dans lequel figurent de nombreux renseignements intéressant le naturaliste.

Et DE FLACOURT, esprit curieux et méthodique, fut intrigué par les formes étranges des Madréporaires qu'il observa et décrivit en ces termes :

"Dans les roches de la Mer, il y a grande quantité de rocher qui est admirable à voir imitant les arbres, buissons et excroissances qu'on voit sur la terre ; il y en a comme des champignons, des Esponges, des Potirons, des grappes de raisins, des vesses de loup et tant de sorte qu'il est difficile de les nommer et ce rocher est comme espèce de corail blanc".

LES VOYAGES DE NATURALISTES

Un peu plus d'un siècle plus tard (1770), COMMERSON, un véritable homme de science cette fois, qui avait participé à l'expédition de BOUGAINVILLE, décrivait avec enthousiasme "les formes insolites et merveilleuses de la nature Malgache". A la même époque (1775), NIEHBUR publiait les notes que FORSKAL avait amassées au cours d'un voyage effectué quelques années auparavant en Mer Rouge et le long de la Côte d'Arabie, voyage au cours duquel, d'ailleurs, ce dernier devait mourir de la peste. FORSKAL, 1775 : un nom et une date importante dans l'histoire des recherches sur les coraux et les récifs coralliens ; car FORSKAL, le premier, rassembla et étudia une collection qui, pour incomplète qu'elle fut, n'en présentait pas moins une homogénéité géographique indiscutable et, le premier, formula des hypothèses scientifiques sur la formation des récifs coralliens de la Mer Rouge.

A partir du début du 19ème Siècle, les recherches sur les récifs et les coraux devaient s'intensifier dans l'Océan Indien et plus encore en Mer Rouge. Dans l'Océan Indien, il faut mentionner les observations ou les récoltes de DARWIN, tout d'abord, qui séjourna, en Avril 1836, aux Cocos-Keeling et à l'Ile Maurice, puis ORTMANN sur la côte Est Africaine et à Ceylan, BOURNE à Diego-Garcia (Chagos). En Mer Rouge, ce sont surtout les naturalistes allemands qui s'intéressèrent aux coraux et récifs coralliens. Tous séjournèrent plus ou moins longtemps sur les côtes d'Arabie (EHRENBERG et HEMPRICH, 1823 - 1825), du Sinaï (HAECKEL, 1876) ou de l'Egypte (KLUZINGER) ; et certains mémoires, souvent fort volumineux qu'ils publièrent, à leur retour, sont encore d'un usage courant de nos jours.

Pendant cette période, Madagascar, sans doute rendue assez difficile d'accès en raison de son éloignement, demeura quelque peu dans l'ombre. Alfred GRANDIDIER lui-même, arrivé dans l'Ile en 1685, et que l'on considère, à juste titre, comme le fondateur de la connaissance scientifique de Madagascar, ne peut apporter aux coraux et récifs coralliens toute l'attention qu'ils méritaient.

EXPEDITIONS ET CAMPAGNES SCIENTIFIQUES

A la fin du 19ème Siècle, cependant, et dans les premières années du 20ème siècle, quatre expéditions doivent retenir notre attention. Celle du voyageur allemand WOELTZKOW, tout d'abord, qui, outre Madagascar, visita également Europa, Juan de Nova, les Comores, Aldabra, etc, ...

Les travaux de cet auteur doivent être mentionnés tout particulièrement ici, car il fut le premier à donner une description, essentiellement géomorphologique d'ailleurs, de certains récifs malgaches et du Grand Récif de Tuléar notamment. Nous citerons ensuite les deux expéditions de GARDINER, la première aux Iles Laquedives et Maldives (1899-1900) étant suivie par la "Percy Sladen Trust Expedition" en 1905, qui engloba l'Archipel des Chagos, les Seychelles et plusieurs autres îles de l'Océan Indien. La quatrième expédition enfin, est celle d'Alexander AGASSIZ à bord de l'"Amra" qui, après avoir parcouru la plupart des récifs du monde, étudia, lui aussi, les Maldives en 1901-1902. Dans les années qui suivirent, de nombreux naturalistes s'intéressèrent aux récifs de diverses îles de l'Océan Indien. Une énumération très complète que nous ne reprendrons pas ici, en est donnée par STODDART (1971). Cet auteur fait remarquer, à juste titre, que les récifs coralliens bordant les masses continentales limitant l'Océan Indien ont été comparativement peu étudiés. On ne peut guère citer, en effet, que les travaux de CROSSLAND (qui avait une expérience personnelle considérable des récifs de Mer Rouge et de la côte Est Africaine), ceux de GRAVIER (1911) dans le golfe de Tadjoura, de SEWELL (1932) et très récemment de PILLAI (1967) sur les côtes Indiennes.

Pendant cette période, les récifs de Madagascar furent étudiés par F. GEAY tout d'abord, lequel rassembla, en 1906, d'importantes récoltes de matériel marin, effectuées dans les formations coralliennes de la baie de Tuléar. Il y a lieu de mentionner également H. POISSON dont les travaux, au demeurant assez disparates, portent souvent sur la faune littorale, et PERRIER DE LA BATHIE pour ses quelques observations d'ordre morphologique. Enfin nous n'aurions garde d'oublier G. PETIT qui s'intéressa particulièrement au domaine marin et R. DECARY, ce dernier ayant entre autres, réuni une fort belle collection de Scléractiniaires.

LES DEBUTS DE LA BIONOMIE RECIFALE

Les recherches intensives sur les récifs coralliens de Madagascar sont du domaine d'un passé très récent. Ce n'est qu'après 1950, en effet, que GUILCHER d'abord et BATTISTINI ensuite publièrent des études très détaillées sur la géomorphologie des récifs de Madagascar. Quant aux travaux concernant l'écologie et la bionomie des récifs de la Grande Ile, leurs débuts seront contemporains de l'installation d'un Laboratoire permanent de Recherche à Tuléar, en 1961. Ce développement rapide des recherches sur les récifs de Madagascar s'inscrit, en fait, dans le cadre plus vaste d'un renouvellement de l'intérêt général porté aux récifs coralliens, à travers le monde. C'est ainsi qu'eurent lieu, en Mer Rouge et dans l'Océan Indien, outre les nombreux voyages de naturalistes isolés, les expéditions de la *Calypso* en Mer Rouge (1952), aux Seychelles et à Aldabra (1954), de la *Xafira* aux Maldives, Nicobar et détroit de Malacca (1957-1958), et, dans le cadre de l'Expédition Internationale dans l'Océan Indien, certaines croisières de l'*Anton Bruun* et du *Te Vega*.

Nous mentionnerons ici également des expéditions telles que les expéditions israéliennes dans l'Archipel de Dahlak, la "Yale Seychelles Expedition" (Maldives, Seychelles), l'expédition de l'Institut d'Etudes côtières de Baton Rouge (Cocos, Ile Maurice, Seychelles). Enfin et surtout, il convient de citer l'expédition de la "Royal Society" de 1967 à 1970, à Aldabra, expédition qui devait avoir pour conséquence, l'ouver-

ture d'un laboratoire permanent de recherches sur l'atoll, en Juin 1971. Il semble donc bien, ainsi que le montrent les deux exemples, d'ailleurs géographiquement proches, de Tuléar et d'Aldabra, que les recherches modernes effectuées sur les récifs coralliens se font et se feront de plus en plus avec l'appui de stations de recherches situées en zones récifales. La contribution apportée à la connaissance des récifs coralliens par des laboratoires moins spécifiquement orientés vers les recherches récifales, tel que ceux d'Inhaca (1951) ou d'Eilat (1968), sans oublier les institutions plus anciennes comme Al Ghardaqa (qui fut longtemps dirigée par CROSSLAND) ne doit cependant pas être négligée pour autant.

BUTS DU TRAVAIL

L'objectif du présent travail est double : tout d'abord présenter un cadre bionomique, cadre dans lequel viendront se placer ultérieurement diverses études d'écologie récifale. Ensuite, exposer les résultats concernant la bionomie des peuplements à base de Scléractinaires, c'est-à-dire essentiellement -mais non exclusivement- des peuplements photo-philes sur substrat solide de l'étage infralittoral.

1/ CADRE BIONOMIQUE

Un récif corallien surtout lorsqu'il est aussi développé et complet que le sont ceux de Tuléar, est bien loin de ne représenter qu'un seul biotope. Les peuplements dont la somme constitue le complexe récifal sont à la fois nombreux, très diversifiés, et ils s'interpénètrent parfois très largement au sein d'une même figure morphologique élémentaire : zone des éperons-sillons ou platier à alignements coralliens et couloirs sableux, par exemple. Leur analyse détaillée dépasse de beaucoup les limites du présent travail, mais il a semblé toutefois utile, dans ce préambule, d'en donner un panorama succinct. Celui-ci rassemble tous les types majeurs des biotopes, c'est-à-dire ceux qui couvrent des surfaces importantes ou ceux dont les peuplements jouent un rôle important dans l'équilibre de l'écosystème récifal (tableau n° I ci-dessous)

<u>Substrats solides</u>	{	- <u>Peuplements épibiotiques</u>	{	sciaphiles
				photophiles
		- <u>Peuplements cryptobiotiques</u>		
		- <u>Peuplements endobiotiques</u>		
<u>Substrats meubles</u>	{	- <u>Peuplements d'épibiose</u>		
		- <u>Peuplements d'endobiose</u>		
<u>Végétation phanéro- gamique ou algale</u>	{	- <u>Peuplements sessiles des feuilles ou des thalles</u>		
		- <u>Faune vagile</u>	{	rampant sur les feuilles ou les thalles nageant entre les feuilles ou les thalles
<u>Poissons</u>	{	- <u>Peuplement permanent</u>		
		- <u>Peuplement temporaires</u>		

Tableau I - Les biotopes du complexe récifal

a) Substrats solides

Peuplements épibiotiques sciaphiles

Les peuplements sciaphiles de substrat solide sont développés dans des biotopes se caractérisant par une certaine discontinuité de localisation ; dans la plupart des cas, y compris dans l'horizon le

plus profond de la pente externe, ils apparaissent comme des enclaves au sein de peuplements photophiles. Ces peuplements sciaphiles sont essentiellement limités aux tunnels et boyaux obscurs s'ouvrant sur la pente externe, à la face inférieure des blocs (de la levée détritique en particulier) et aux anfractuosités des formations construites organogènes.

Dans un ordre de sciaphilie croissante, on distingue (VASSEUR, 1964) :

- un peuplement à dominance algale (principalement des Rhodophycées) qui présente lui-même trois aspects (faces supérieures relativement éclairées et parois verticales, parois subhorizontales ou verticales en contact avec le fond),
- un peuplement à dominance animale : grands Foraminifères, *Distichopora violacea*, *Gelliodes sp.*,
- enfin, un troisième peuplement à dominance animale, essentiellement caractérisé par de *Spongiaires* (Lithistides et Pharetronides).

Peuplements photophiles

Les peuplements photophiles occupent une place fondamentale dans l'écosystème récifal. Ceux-ci en effet renferment : d'une part, les peuplements qui, du fait de l'activité concrétionnante de leurs constituants (Scléractiniaires, Corallinacées) sont à l'origine des formations construites organogènes (ces dernières étant la condition même d'existence des récifs) ; d'autre part, les peuplements composés en majorité d'espèces à activité photosynthétique directe (Algues) ou indirecte (Organismes à Zooxanthelles) et qui, par conséquent, occupent une place capitale dans la structure trophique des édifices coralliens.

L'essentiel du présent mémoire est consacré à l'étude bionomique de ces peuplements que nous ne détaillerons pas dès maintenant.

Les formations organogènes, largement répandues dans les édifices coralliens sont des milieux essentiellement cavitaires, donc très favorables à l'existence d'une *cryptofaune*. Son étude, abordée seulement récemment (CLAUSADE, 1970) montre que chacun des grands biotopes récifaux, sur le platier du moins, possède une faune cryptobiotique particulière. L'importance de la cryptofaune est liée à son rôle dans les réseaux trophiques : il a notamment été montré (VIVIEN, 1973 a) que 48 % des Poissons du platier interne utilisaient la cryptofaune comme nourriture.

Peuplements endobiotiques

Les formations construites récifales sont, du fait de leur position dans l'étagement et de leur nature géologique (calcaire organogène relativement poreux), particulièrement exposées à l'action des organismes destructeurs de calcaire. Sans parler des Echinides qui creusent des cupules comme *Echinometra mathaei*, ou plus encore *Echinostrephus molaris*, il existe de nombreux Invertébrés menant une vie plus strictement endobiotique (Spongiaires du genre *Cliona*, Sipunculides, Annélides Polychètes, Gastéropodes, *Gastrochoena* (Pélécytopodes lithophages) et dont l'activité biologique a pour conséquence une dégradation des calcaires bioconstruits. Les observations, très fragmentaires, dont nous disposons actuellement semblent montrer l'existence de plusieurs peuplements endobiotiques distincts.

b) Substrats meubles

Peuplements d'épibiose

Très généralement, les épibiontes des sédiments ne représentent que l'aspect de surface des biocoenoses de substrat meuble. Parmi ces peuplements d'épibiose des substrats meubles récifaux, nous signalerons les peuplements de Scléractiniaires libres, hermatypiques pour la plupart (Agaricidae, Siderastraeidae, Fungiidae)

Peuplements d'endobiose

La diversité des biocoenoses de substrat meuble est principalement liée à la variété des caractères sédimentologiques et notamment granulométrique du substrat. Presque tous les types granulométriques sont présents dans les récifs coralliens de la région de Tuléar, depuis les blocs de taille décimétrique de la levée détritique jusqu'aux vases des zones abritées (lagon, lagon enclavés et vasques par exemple.)

Par ailleurs, les apports liés aux fleuves Fiherenana et Onilahy entraînent l'existence d'intrusions terrigènes d'importance variable au sein de sédiments organogènes se différenciant eux-mêmes par la nature et l'origine des débris bioclastiques. Enfin, des phénomènes tels que la stratification des sédiments (sable grossier colmaté en profondeur par exemple) ou la présence d'un horizon réduit, contribuent également à la diversification des biotopes sédimentaires.

Dans le lagon, PICARD (1967) et GUERIN-ANCEY (1970) ont mis en évidence les unités de peuplement suivantes :

- sables coralliens purs à Céphalocordés et Pélécypodes divers,
- sables peu envasés à *Heterocyathus aequicostatus* et *Heteropsammia michelini*,
- sables vaseux à *Ensiculus Philippianus*,
- Vases à *Macoma awajensis*.

Sur le récif lui-même, THOMASSIN (1969-1973) a pu distinguer :

- un peuplement de type "sable grossier sous influence de courants de fond" et un peuplement de colmatage de la maille, dans les sédiments hétérométrique du platier interne,
- un peuplement identique à celui de "l'*Astropecten* Association" de McNae et Kalk, dans les dunes hydrauliques.

c) Végétation phanérogamique (ou algale)

Peuplement épiphyte sessile

Le peuplement sessile des feuilles (ou des thalles) est constitué : d'une part par des Algues filamenteuses épiphytes, parfois très abondantes, et, d'autre part, par divers groupes d'Invertébrés parmi lesquels dominent les Hydraires Campanulariidae, Sertulariidae, Plumulariidae (GRAVIER, 1970). Beaucoup moins importants sont les Foraminifères (*Marginopora*, *Cycloclypeus*) ou Ascidies.

Sur les tiges des Phanérogames, au contraire, on trouve fréquemment des Spongiaires, Bryozoaires, Ascidies, Alcyonaires et même Scléractiniaires (*Pocillopora*, *Stylophora*).

Faune vagile de la frondaison

La faune vagile, liée à la présence même des frondes de Phanérogames, se divise en un peuplement d'espèces sédentaires rampant sur les feuilles et en un peuplement d'espèces nageant à proximité immédiate de la frondaison. Le premier de ceux-ci renferme surtout des Gastéropodes (*Smaragdia rangiana*, *S. sowerbyana*, *Columbella* sp, *Phasianella* sp), mais aussi des Anomoures (Paguridae), des Amphipodes (Caprellidae), des Isopodes.

Le deuxième de ces peuplements est remarquable par l'abondance des Caridea (Palemonidae notamment), de certains Amphipodes et de Poissons (Labridae, Syngnathidae, Gobiidae, Tetraodontidae).

d) Poissons

L'ichtyofaune récifale ne peut, en toute rigueur, être considérée comme un peuplement strictement benthique. Cependant, les relations entre Poissons et peuplements benthiques récifaux sont particulièrement nombreuses sur le plan trophique notamment, et l'étude des uns doit nécessairement être complétée par celle des autres

Il existe pour chacun des grands biotopes récifaux (VIVIEN, 1973 a, 1973 b) un peuplement ichtyologique particulier, qui peut lui-même se subdiviser en un peuplement permanent, et en un peuplement temporaire, ce dernier étant constitué d'espèces présentant des migrations régulières liées aux marées. A l'intérieur de ces deux catégories on observe, de plus, un relai entre deux populations, l'une à activité diurne, l'autre à activité nocturne.

e) Stratification des peuplements récifaux

L'étude de la répartition des peuplements récifaux en diverses strates a été abordée par ROSEN (1971).

Cet auteur considère l'existence des trois strates suivantes :

Strate A : Endofaune des sédiments,

Strate B : - Plateforme rocheuse,

- Colonies isolées sur substrat meuble,

- Microatolls,

- Blocs et débris,

Strate C : - Coraux sur plateforme rocheuse,

- Coraux sur microatolls,

- Coraux sur blocs et débris.

D'un point de vue écologique, aussi bien que d'un point de vue méthodologique, il semble que l'on doive faire la distinction entre la stratification des *substrats* (il s'agit plutôt d'une hiérarchie) et la stratification des *peuplements* (tableau n II). Ainsi, substrats solides et substrats meubles doivent-ils être considérés comme équivalents et comme représentant le support *primaire* de peuplements qui dans l'un et dans l'autre cas peuvent être épibiotiques ou endobiotiques.

- Les peuplements d'endobiose (dénusés de Matréporaires hermaty-piques) ont la signification d'une strate "interne".

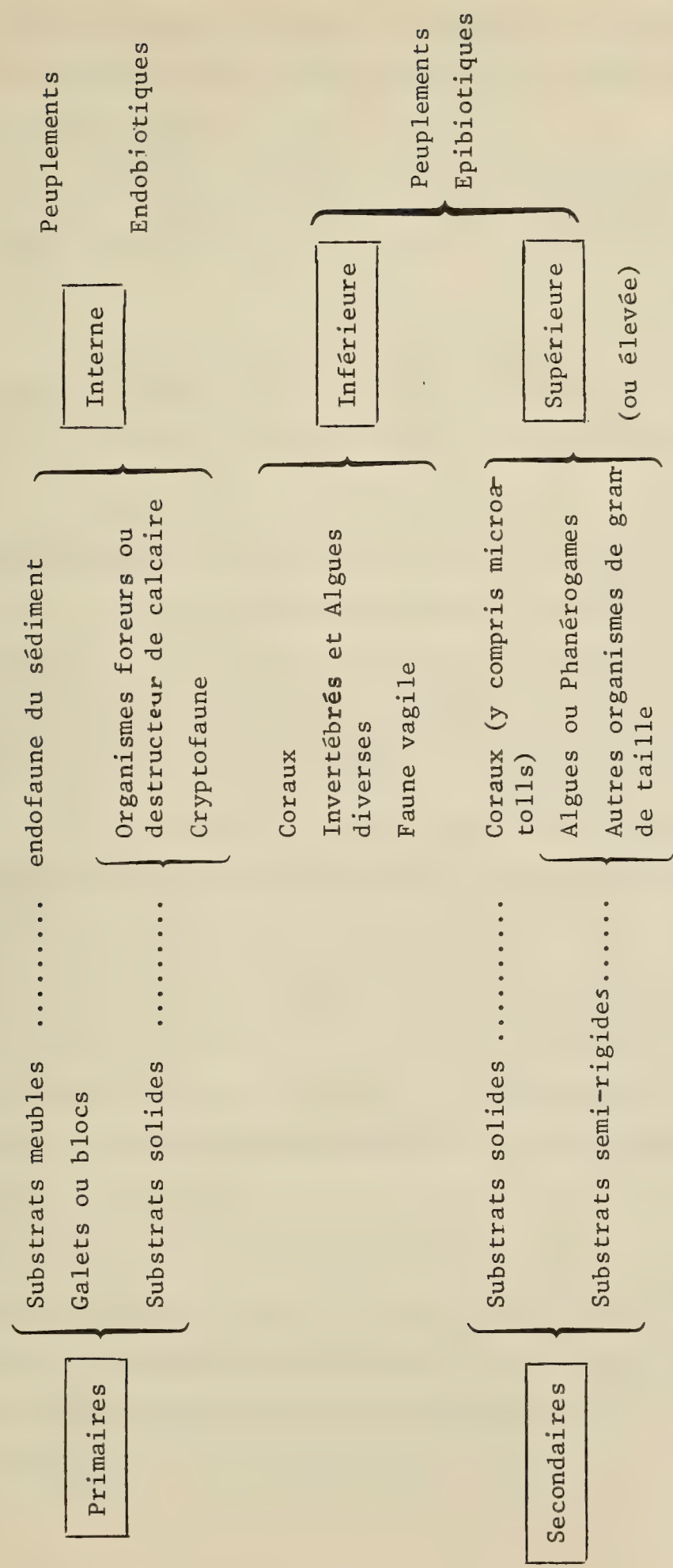


TABLEAU II : Correspondance entre stratification des peuplements et Stratification des substrats

- Les peuplements d'épibiose, au contraire renferment des Madréporaires hermatypiques, sur les substrats solides comme sur les substrats meubles. Sur ces derniers, il s'agit de formes libres à l'état adulte (plusieurs genres de Fungidae, et quelques espèces appartenant aux genres *Siderastrea*, *Goniopora*, *Leptoseris*, *Heteropsammia*, *Heterocyathus*, etc, ...) . L'épibiose peut, en général, être divisée en deux strates de peuplement :

- la strate inférieure (ou sous-strate), composée le plus souvent d'organismes peu élevés au-dessus du substrat et parfois largement étalées sur celui-ci.

- la strate élevée, qui est constituée d'organismes de grande taille, à affinités plus nettement photophiles.

Les Madréporaires peuvent appartenir à l'une ou l'autre de ces deux strates. Certaines des colonies de la strate élevée peuvent, au même titre que les Phanérogames ou les grandes Algues, servir de support *secondaire* à une faune et une flore très variées.

L'ensemble est parfois si complexe qu'il peut constituer un véritable "microcosme" dont l'étude peut être réalisée indépendamment. On doit noter, enfin, que la strate inférieure est composée d'organismes présentant un degré de sciaphilie plus ou moins prononcé. Dans certains cas, (lorsque la strate élevée est dense, ou sous des colonies tabulaires ou en console) le peuplement de la sous-strate peut ne plus appartenir à la même biocoenose, voir au même étage que la strate élevée (phénomène d'enclave).

Les observations et les relevés que nous avons effectués depuis 1961, complétés par l'interprétation de plans photogrammétriques nous ont permis d'aboutir à une mise en place des principaux biotopes réceptifs, biotopes servant de cadre aux différentes unités de peuplement décrites ci-dessus. Cette mise en place se présente sous la forme :

- d'une analyse descriptive des peuplements, suivant des coupes transversales judicieusement choisies, échelonnées du nord au sud de la région étudiée,

- de cartes bionomiques dont l'échelle, variable d'une carte à l'autre est appropriée aux caractères particuliers des peuplements cartographiés.

On ne saurait nier que les limites entre les divers peuplements ne sont pas immuables. Des variations dans l'extension de certains biotopes, l'apparition ou la disparition de quelques autres ont été observés à plusieurs reprises depuis 1961. Ces variations, qui peuvent être quelquefois plus ou moins périodiques concernent surtout les milieux sédimentaires et sont à relier aux variations et à l'évolution du régime général hydrométéorologique. La cartographie présentée ne peut donc prétendre, à un instant donné, à une exactitude absolue. Elle reflète avant tout un "état moyen" des biotopes, tel qu'il se dégage d'observations échelonnées sur une douzaine d'années.

2/ LES PEUPELEMENTS A BASE DE SCLERACTINIAIRES

L'étude présentée dans ce mémoire, de la composition, de la distribution et de l'évolution des peuplements à base de Scléractiniaires dans les récifs de Tuléar se veut être essentiellement *bionomique*. Elle se distingue, en cela, de la plupart des travaux précédemment effectués dans les récifs coralliens sur ces mêmes peuplements, travaux qui trop souvent ne concernaient qu'un groupe ou qu'un petit nombre de groupes faunistiques ou floristiques. Il en est ainsi, par exemple, des travaux de ABE (1937), ABE et *al* (1937), CLOUD (1959), GOREAU (1959) MAYOR (1918), ODUM et ODUM (1957); STEPHENSON et *al* (1931), LOYA (1971), et dans une certaine mesure de MANTON et STEPHENSON (1935) BARNES et *al*. (1971) pour ne citer que les plus importants.

Certes, les Scléractiniaires jouent, dans les édifices coralliens, un rôle fondamental, surtout dans les biotopes de substrat solide. Certes, il leur arrive souvent de former des peuplements purs mono ou paucispécifiques, recouvrant le substrat à 100 % sur des milliers de mètres carrés. Quelque importante que puisse être leur place dans les appareils récifaux, celle-ci ne doit pas faire oublier, cependant, l'existence, dans les mêmes biotopes, de représentants d'autres groupes faunistiques ou floristiques.

Pour notre part, nous avons tenté de conserver à cette étude un caractère aussi synécologique que possible, c'est-à-dire que nous avons essayé, chaque fois que cela était possible, de tenir compte des rapports mutuels entre ces différents composants faunistiques ou floristiques des peuplements.

En procédant ainsi, nous nous sommes heurté de façon permanente à une difficulté d'ordre systématique dont il convient de souligner l'importance et même la gravité : la faune et la flore benthiques de l'Océan Indien tropical sont, dans l'ensemble, mal connues, et même très mal connues. Cet état de fait est encore flagrant dans les milieux coralliens, et surtout sur les substrats solides, ainsi qu'en témoignent le nombre d'espèces, de genres, voire même de familles nouvelles, qu'il a fallu créer sur la base du matériel récolté à Tuléar. De plus, la carence aiguë de systématiciens, botanistes ou zoologistes, à l'échelle mondiale, jointe au fait que la taxonomie des groupes concernés est souvent d'un abord difficile, même lorsqu'elle est bien connue (ce qui est rarement le cas), rend la tâche de l'écologiste singulièrement ardue.

Or, il n'est pas de bionomie valable sans une base systématique solide.

Il y a là, un problème dont il convient d'être clairement conscient et que, pour notre part, nous avons essayé de résoudre au mieux, en faisant appel, chaque fois que cela fut possible, à des spécialistes de la taxonomie des divers groupes concernés.

En l'état actuel de nos connaissances, la base systématique du présent travail nous semble offrir un maximum de garanties. Cependant, malgré les précautions prises, elle ne peut, au moins sur certains points, être considérée comme définitive en raison des lacunes importantes qui subsistent dans la connaissance zoologique ou botanique des peuplements coralliens.

3/ DELIMITATION DE LA REGION ETUDIEE

Les récifs de la région de Tuléar fournissent le cadre de la présente étude, dont les buts ont été précisés ci-dessus. Tuléar se trouve près de l'extrémité méridionale d'une série presque ininterrompue de formations récifales, s'étendant sur près de 120 milles (plus de 200 km) au large du littoral du Sud Ouest de Madagascar, entre le delta du Mangoky et l'Onilahy (fig. 2). Il y a là un ensemble d'édifications coralliennes d'une extraordinaire variété et d'une très grande richesse.

Il n'était pas possible, dans le cadre de ce travail, d'étudier la totalité de ces formations, aussi nous sommes nous limité à un secteur centré sur Tuléar et d'une longueur de 22 milles environ. Plus précisément, nous avons pris en considération tous les récifs compris entre l'estuaire de l'Onilahy au Sud, et la fausse passe d'Ifaty, au nord (fig. 3).

La zone ainsi délimitée présente l'avantage d'offrir dans un espace restreint, une diversité qui n'est pas à dédaigner. Les récifs à cayes, malgré tout, sont absents ; il ne nous a pas été possible, par ailleurs, d'inclure dans ce mémoire, l'étude de Nozy Vé. Cette île pourtant relativement proche, représente un excellent exemple de ce type particulier de récif, que l'on retrouve plus au Nord, à partir de Nosy Hao.

PROBLEMES METHODOLOGIQUES

Nous avons, dans le chapitre précédent, présenté un panorama succinct des principaux peuplements benthiques des récifs coralliens. Notre propos n'est pas de développer ici, la méthodologie propre à l'étude qualitative ou quantitative numérative de chacun des biotopes énumérés. Qu'il nous soit simplement permis de rappeler que le principe de la méthode (inspirée de celle de BRAUN-BLANQUET en phytosociologie terrestre) reste le même, qu'il s'agisse de substrat solide ou de substrat meuble, d'endobiose ou d'épibiose (PICHON, 1972 c).

Nous insisterons, par contre, dans les lignes qui suivent, sur quelques points particuliers, inhérents à l'étude bionomique des peuplements de Scléractiniaires.

1/ Définition et numération des colonies

D'un point de vue zoologique, une colonie de Scléractiniaires est une formation tirant son origine *d'une* et d'une seule *planula*. En général, les planulae se fixent sur un substrat solide préexistant (lequel peut être parfois un squelette de Scléractiniaire mort) et donnent naissance à des colonies parfaitement distinctes. Mais les planulae peuvent aussi se fixer sur les parties mortes (parties basales très souvent) de colonies de leur propre espèce. Après un certain temps de développement la nouvelle colonie va fusionner avec celle qui lui a servi de support, à l'origine. Un tel phénomène, lorsqu'il se répète fréquemment conduit à la création de formations continues de Scléractiniaires vivants. Ces formations que nous appellerons *super-colonies*, sont composées d'éléments sans parenté ou appartenant initialement à des générations distinctes, et qu'il ne devient plus possible de distinguer. Les super-colonies peuvent couvrir des surfaces de plusieurs dizaines de mètres carrés, et parfois même jusqu'à 100 m² ou plus.

Ceci est en particulier le cas pour plusieurs espèces appartenant aux genres *Acropora*, *Montipora*, *Pavona*, *Porites*.

Chez les formes branchues ou foliacées (certains *Acropora* ou *Pavona*) la partie basale des super-colonies peut à nouveau se nécroser, et il n'y a plus alors, continuité entre les parties vivantes. De plus, la partie inférieure est souvent colmatée et ennoyée par le dépôt d'une couche de sédiment ou par une cimentation due aux Algues Corallinacées. Dans de tels cas, il devient tout à fait impossible de savoir si l'on est en présence d'une super-colonie ou seulement d'une surface couverte par des colonies proches les unes des autres. MANTON (1935) considère qu'un pied carré (soit environ 0,1 m²) de madréporaire branchu correspond à *une* colonie. Ceci est sans doute valable pour un petit nombre d'espèces, mais ne paraît pas devoir être généralisé. Une estimation de l'importance d'une super-colonie peut être obtenue par comparaison de la surface qu'elle recouvre, avec la surface moyenne d'une colonie simple, normale, de la même espèce : le rapport des surfaces donne, pour chaque super-colonie, son équivalence "en colonie vraie" et l'utilisation de la méthode à double coefficient ne présente dès lors plus de difficulté particulière (rappelons que dans les relevés de type phytosociologique, chaque colonie, pour les espèces coloniales, est comptée comme correspondant à l'individu pour les espèces solitaires). Exceptionnellement, les super-colonies peuvent être si développées qu'elles constituent alors par elles-mêmes une véritable entité écologique (aspect, faciès, sous-communauté).

2/ Morphologie du squelette (fig. 4)

Les formes de croissance des Madréporaires sont très variables suivant l'espèce considérée, mais aussi, pour une même espèce, suivant les conditions de milieu.

La plupart des espèces ont, en général, un squelette dont la forme tend à se rapprocher de l'une des diverses formes-types caractéristiques, décrites depuis longtemps (notons cependant que l'on peut *toujours* trouver des intermédiaires).

Les diverses formes-types peuvent être classées en plusieurs catégories, en fonction des relations existant entre les différentes caractéristiques "géométriques" des colonies. Dans ce but, un indice de hauteur h a été défini de la façon suivante :

$$h = \frac{2 H}{D+d}$$

H = hauteur de la colonie

D = plus grande dimension horizontale de la colonie

d = plus grande dimension de la colonie suivant une direction perpendiculaire à celle de D .

(Cette expression donne pour les colonies dendroïdes, qui ont souvent une forme "en éventail", des valeurs comparables à celles des autres colonies à croissance verticale importante).

On peut ainsi, suivant les valeurs de h , définir trois catégories de formes de colonies ($h \geq 2$, $0,5 \leq h \leq 1,5$, $h < 0,5$) à l'intérieur desquelles une subdivision est établie en utilisant deux autres indices :

$$l_t = \frac{L}{S}$$

$$a = \frac{S}{s}$$

L = surface couverte par les tissus vivants

S = surface de la projection horizontale de la colonie

s = surface en contact avec le substrat.

Catégorie 1 : Colonies à développement essentiellement vertical
($h \geq 2$)

Cette catégorie renferme les formes de croissance suivantes :

- dendroïdes : $h > 2$, l_t important (≥ 3), $a > 4$
- branchu (ou rameux) : $h > 2$, $l_t \geq 3$, $a > 4$
- claviforme : $h > 2$, $l_t \geq 4$, $a \geq 2$
- colonnaire : $h > 2$, $l_t \geq 4$, $a \neq 1$

Catégorie 2 : Colonies également développées verticalement
et horizontalement ($0,5 \leq h \leq 1,5$)

Les formes de croissance les plus importantes et les plus caractéristiques sont les suivantes :

- en "bouquets" : l_t important, $2 < a < 9$
- fasciculés : l_t important, $2 < a < 9$
- massives, allant depuis les lames encroûtantes épaisses jusqu'aux colonies hémisphériques, ou même pratiquement sphériques :
 - ° lames encroûtantes épaisses $l_t \neq 1$, $a \neq 1$
 - ° hémisphériques $l_t = 2$, $a = 1$
 - ° sphériques $l_t = 4$, a important (les colonies en forme de sphères d'ailleurs irrégulières sont libres ; il n'y a donc pas de valeur théorique pour a)
- ° en dôme (formes libres comme chez *Halomitra* par exemple) :
 $l_t \neq 2$, pas de valeur pour a .

Catégorie 3 : Colonies à développement essentiellement horizontal
($h < 0,5$)

Cette catégorie renferme les formes de croissance suivantes :

- discoïdale (et ovale plus ou moins allongée) $l_t \neq 1$
- tabulaire : $l_t \neq 1$, a important (≥ 10)
- digitée : l_t important, a important
- en console : (ce type pose le problème qui sera envisagé plus loin des substrats inclinés).

Une telle classification est nécessairement schématique et les valeurs données pour les indices h , l_t et a ont seulement une valeur indicative. L'utilisation de l_t , en particulier est délicate, en raison de la difficulté qu'il y a pour connaître -autrement que par une estimation grossière- la surface des tissus vivants d'une colonie. Par ailleurs, l'existence de formes intermédiaires entre celles, bien caractéristiques, que nous avons mentionnées, fait que cette classification demeure incomplète.

3/ Problème des diverses strates

D'un point de vue méthodologique, l'étude des différentes strates est menée simultanément ; pendant l'exécution des relevés, chaque strate est identifiée grâce à un signe conventionnel qui permet ensuite la reconstitution des stocks faunistiques (ou floristiques) caractéristiques de chacune d'entre elles. Toutefois, dans le cas d'enclave en sous-strate, on effectuera un relevé différent pour chacune des deux strates, puisqu'il s'agit, dans ce cas précis, de deux peuplements distincts et indépendants.

4/ Différences d'échelle des colonies

Une importante difficulté d'ordre méthodologique réside dans les différences d'échelle entre les diverses colonies. Cette difficulté

est liée à l'existence que nous avons mentionnée précédemment, de colonies de grande taille et de super-colonies.

De façon à conserver des dimensions optimales, pour la surface des relevés, on est conduit à faire varier celle-ci dans une assez large mesure, en fonction de la nature du peuplement.

La plupart des colonies de Scléractiniaires hermatypiques sont de taille décimétrique, et un relevé effectué sur une surface homogène a, en général, dans ce cas, une taille métrique (de 1 à 5m² le plus souvent). Cependant, dans un grand nombre de biotopes, on rencontre des grandes colonies ou des super-colonies de taille métrique ou même décamétrique. On est alors conduit à réaliser des relevés sur des surfaces minimales beaucoup plus grandes que dans les autres cas (de 25 à 100 m² en moyenne). On observe même, parfois (certains peuplements à *Pavona* ou à *Acropora*), des super-colonies dont les dimensions sont telles que toute tentative de quantification, comparativement au reste du peuplement est dénuée de signification. Ces formations seront alors considérées, soit comme des "microcosmes", soit comme des peuplements monospécifiques.

5/ Inclinaison du substrat (fig.5)

a) Substrat horizontal

La technique du relevé de type phytosociologique est une traduction de la vue en plan des peuplements couvrant la surface de référence. Il s'agit donc, d'une mesure de la projection verticale des colonies sur le substrat qui est, en général, sensiblement horizontal.

La projection est *perpendiculaire* à la surface de référence, préalablement délimitée sur le substrat.

b) Substrats peu inclinés (jusqu'à 45° environ)

Pour des raisons d'ordre pratique, la surface de référence S_r sur laquelle se fait le relevé est définie et mesurée sur le substrat. Lorsque celui-ci reste peu incliné (moins de 45°), la plupart des colonies conservent une croissance essentiellement verticale. (Ce sont surtout les formes de la catégorie 1 définie ci-dessus : colonies dendroïdes, branchues, columnaires ou claviformes). Pour cette raison, la surface qu'elles occupent est mesurée en projection horizontale. Si α est l'angle **d'inclinaison** du substrat sur l'horizontale, ceci revient à effectuer un relevé sur une surface fictive horizontale S_h :

$$S_h = S_r \cos \alpha$$

Pour $\alpha = 45^\circ$, par exemple, tout se passe comme si le relevé était effectué sur une surface horizontale qui ne représente que 70 % de la surface de référence mesurée sur le substrat. On doit tenir compte de telles différences lorsque l'on compare des relevés exécutés sur des substrats d'inclinaison différente. Lorsque des substrats peu inclinés sont occupés par des colonies de Scléractiniaires appartenant aux catégories 2 et 3 définies ci-dessus, on mesure la surface de celles-ci par projection non plus horizontale, mais perpendiculaire au substrat. Il n'est pas alors nécessaire de faire intervenir un coefficient de correction lié à l'inclinaison

Dans le cas le plus général, on trouve, en mélange, des colonies de Scléractiniaires appartenant aux trois catégories. Le coefficient de correction à apporter doit alors tenir compte de l'inclinaison du substrat, et du rapport entre les surfaces couvertes par les colonies de la catégorie 1, et les colonies des catégories 2 et 3.

c) Substrats fortement inclinés (de 45° environ à la verticale)

Les pentes fortement inclinées montrent en général un peuplement dans lequel dominent les formes des catégories 2 et 3, celles de la catégorie 1 y étant exceptionnelles. La mesure de la surface occupée par les diverses colonies se fera donc par projection perpendiculaire au substrat. Pour les pentes subverticales ou verticales la seule difficulté provient des formes en console, pour lesquelles, en effet, une projection perpendiculaire au substrat perd toute signification. Dans ce cas, la mesure de la surface occupée se fera exceptionnellement en prenant en considération la surface *horizontale* des consoles, et non plus la surface projetée sur le substrat. (En procédant ainsi, on tend d'ailleurs, à prendre en considération la surface occupée par les tissus vivants des colonies).

Malgré ce traitement particulier, le taux de couverture par les Scléractiniaires demeure toujours inférieur à 100 % pour deux raisons au moins :

- sur les pentes subverticales ou verticales les coraux, et notamment les formes en console, sont relativement dispersés,

- sous les formes en console la partie du substrat située dans l'ombre des colonies est généralement dépourvue de Scléractiniaires. Lorsque s'y installent des Algues ou des Invertébrés, ceux-ci constituent en "sous-strate", un peuplement présentant des affinités sciaphiles très nettes et qui appartient à une autre biocoenose, justiciable d'une étude indépendante.



Fig 2 Carte des récifs du sud-ouest de Madagascar

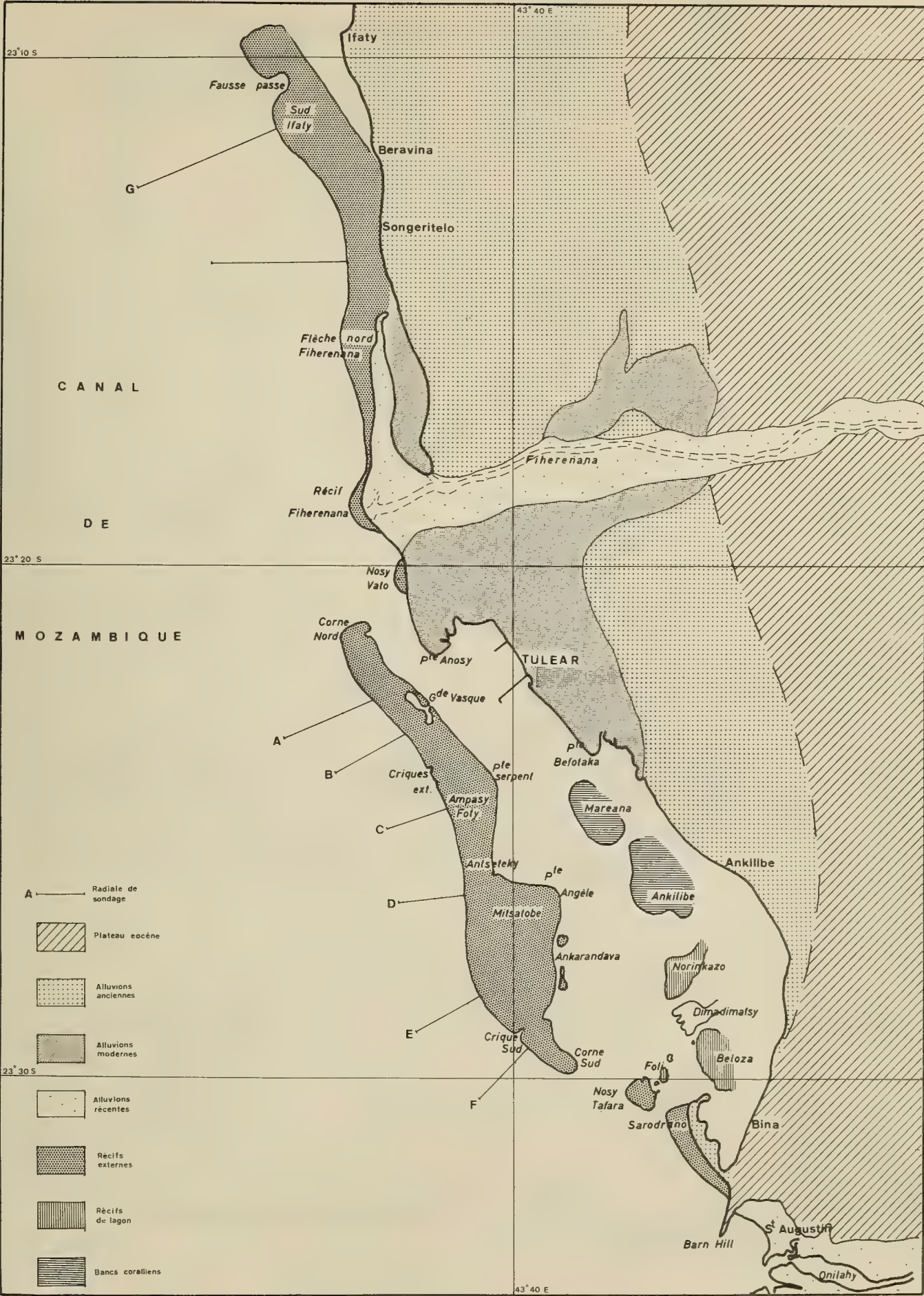


Fig. 3 Les récifs coralliens de la région de Tuléar

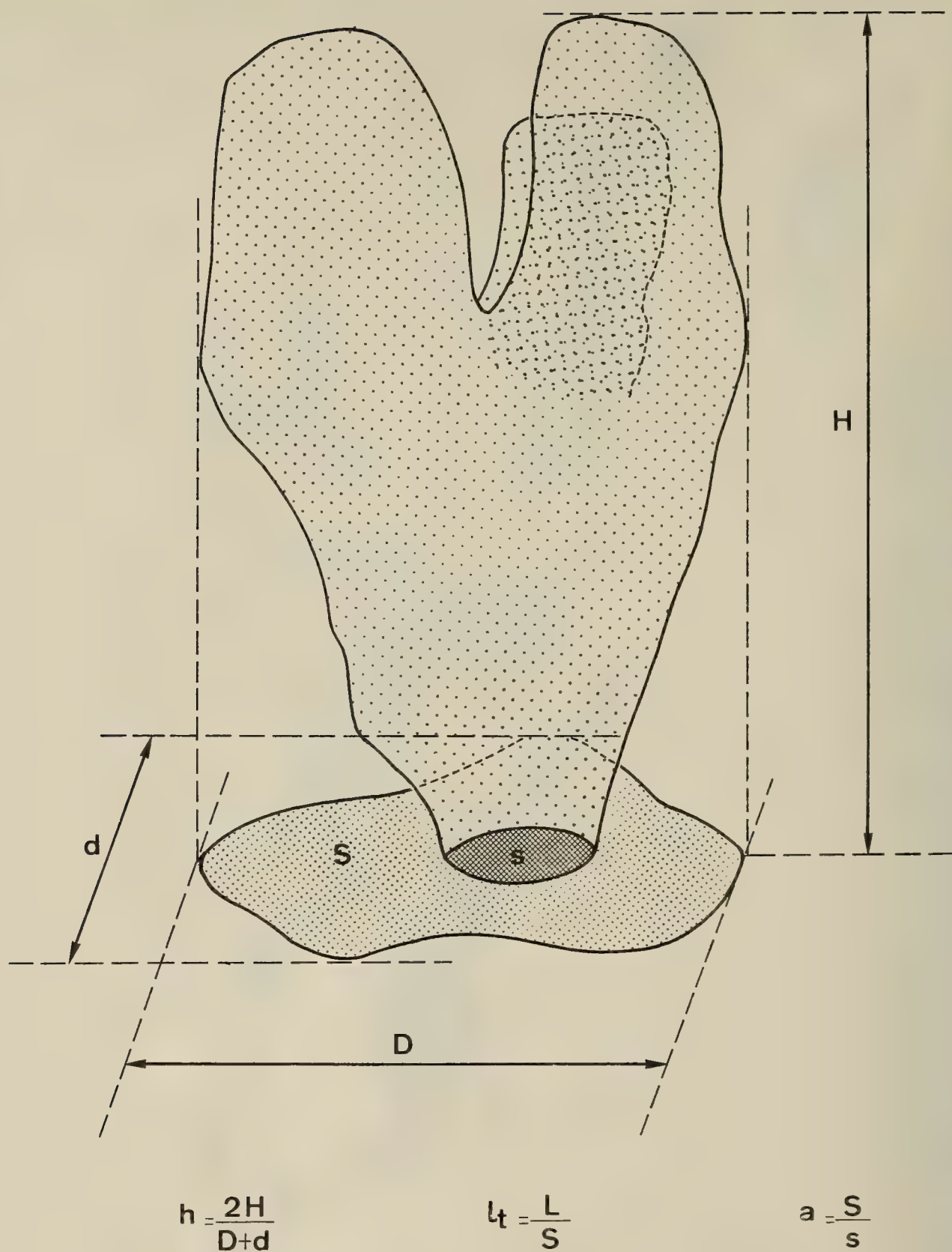


Fig: 4 Mensurations et indices de forme des colonies de Madréporaires

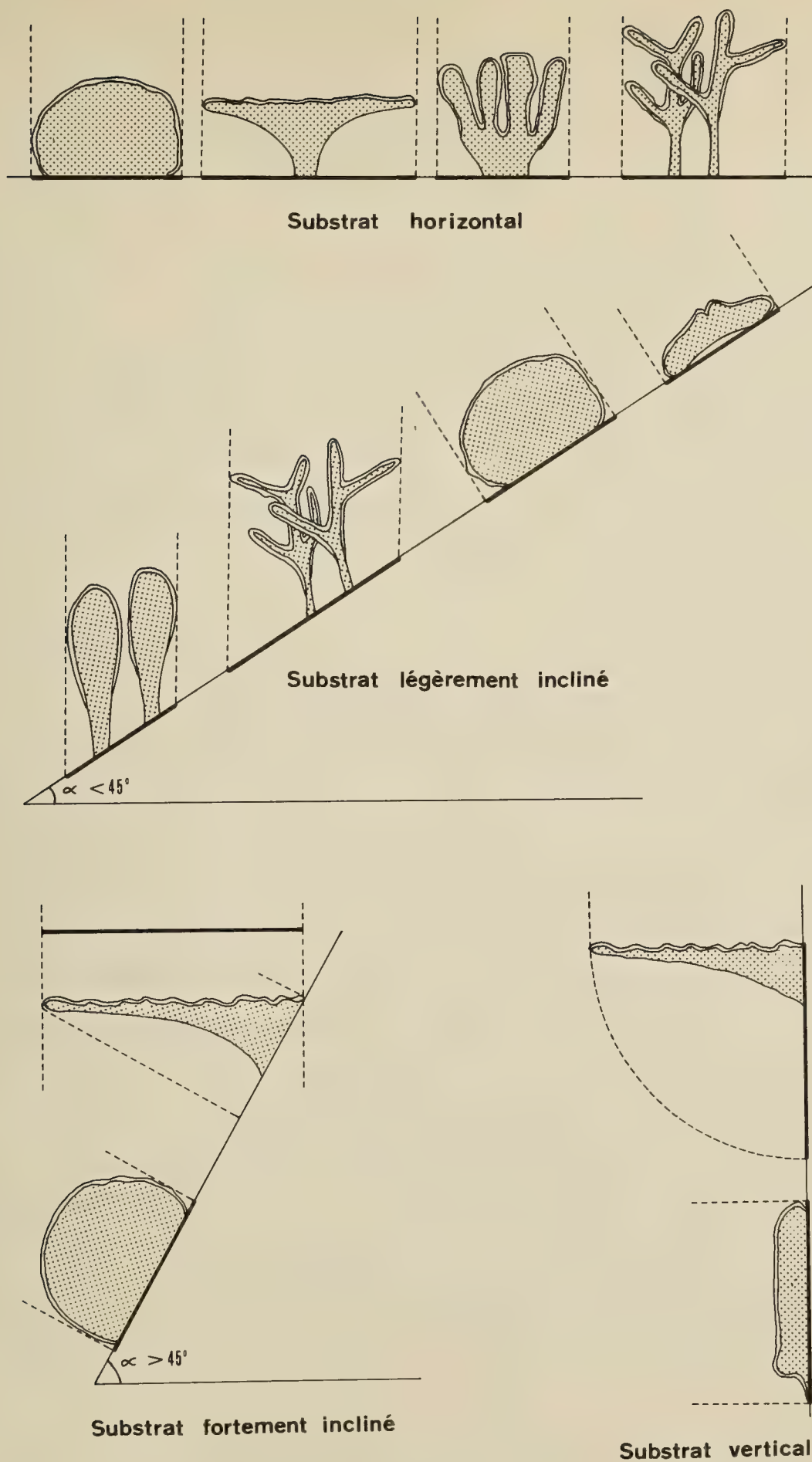


Fig 5 Projection des surfaces de diverses formes de colonies

DEUXIEME PARTIE

LES CONDITIONS DE MILIEU

STRUCTURE GEOLOGIQUE DE LA REGION COTIERE

La géologie côtière de la région de Tuléar se caractérise par la juxtaposition de deux grands ensembles : vers l'intérieur, un plateau calcaire dont l'altitude varie de 200 à 300 m., et une plaine basse alluviale occupant la zone littorale.

1/ LE PLATEAU CALCAIRE

Le plateau calcaire, qui s'étend sur 50 kilomètres environ dans l'arrière pays (plateau Belomotra) est constitué par des dépôts marins en majorité éocènes.

Ces formations éocènes sont essentiellement représentées par des calcarénites à *Alveolina elliptica* et des grès marneux jaunes lutétiens, ainsi que par des calcaires marneux à Huîtres qui affleurent largement à la surface du plateau. Localement (montagne de la Table, à 12 km de Tuléar), cette série est surmontée par des calcaires à *Ostrea pelecydion* et des croûtes à chailles dont l'âge est incertain (probablement oligocène). Enfin, les calcaires grés-marneux à *Cyphus arenarius* et Echinides des environs de la cote 207 (16 km de Tuléar) sont attribués au Miocène. La bordure occidentale du plateau calcaire est constituée par un talus ou côte de 150 à 200 m. de hauteur, se présentant parfois sous l'aspect d'une falaise ou d'une cuesta dominant la plaine alluviale.

2/ LA PLAINE COTIERE

Immédiatement au Nord de l'estuaire de l'Onilahy, le plateau calcaire arrive jusqu'au littoral et les falaises de la Pointe Barn Hill sont taillées dans le calcaire éocène (voir fig. n°3). Lorsque l'on se dirige vers le Nord, la ligne de rivage d'abord SSW-NNE, prend rapidement une orientation SE-NW (baie de Tuléar, baie de Ranobé). Il en résulte que la bordure du plateau calcaire, qui garde une direction sensiblement SSW-NNE, s'éloigne dans l'arrière pays.

La largeur de la plaine alluviale, nulle à la latitude de la pointe Barn Hill, augmente donc régulièrement du Sud vers le Nord.

La stratigraphie de la plaine de Tuléar nous est connue grâce à deux sondages, l'un effectué par les services hydrogéologiques, dans la partie amont du delta du Fiherenana (sondage TU 1 bis) et l'autre par la Société des Pétroles de Madagascar dans la zone littorale (sondage TJ bis). Ces sondages montrent que la plaine de Tuléar est constituée par un épais remblaiement alluvial fluviatile et parfois fluvio-marin, d'âge essentiellement pleistocène, reposant sur le Lutétien Marneux. Ces dépôts quaternaires présentant, dans leurs détails, des faciès extrêmement variés.

Dans la plaine de Tuléar, en surface, on observe surtout des épandages sableux qui peuvent être classés en plusieurs systèmes dunaires, montrant une rubéfaction d'autant plus intense que les matériaux sont plus anciens :

- sables roux-rouges dépourvus de calcaire, parfois recouverts de croûtes multiples, reposant sur des grès calcaires beiges,

Ces dépôts pourraient correspondre à un remaniement en place des sédiments continentaux pliocènes.

- sables roux-orangés, également dépourvus de calcaire, formant des arcs dunaires paraboliques, localement grésifiés, d'orientation NW - SE,

- sables jaunes, plus ou moins foncés, disposés en dunes paraboliques d'orientation Nord-Sud.

Au nord de Tuléar, en dehors de la zone de remblaiement alluvial du Fiherenana, la plaine côtière est essentiellement constituée par des dépôts néogènes continentaux, et notamment pliocènes à l'état primitif (non remaniés). Ces dépôts sont fréquemment recouverts par une carapace argilo-sableuse.

3/ LES HYPOTHESES TECTONIQUES (Fig. 6)

Au grand talus constituant la bordure ouest du plateau calcaire Belomotra correspond une faille à regard occidental (la "faille de Tuléar": CLIQUET, 1957), reconnue par magnétisme aéroporté et sismique réflexion.

Les divers procédés employés ont permis d'attribuer à cette faille, en prenant comme repère les niveaux des basaltes crétacés, un rejet de l'ordre de 1200 m. depuis le Crétacé supérieur. La plaine côtière actuelle correspond au compartiment effondré de la faille de Tuléar ultérieurement remblayé par la sédimentation tertiaire et quaternaire.

La présence du Lutétien marneux dans la plaine de Tuléar, à des cotes très inférieures à celles que l'on observe dans la falaise éocène pourrait s'expliquer, sans qu'il soit nécessaire, compte tenu des pendages notamment, de faire intervenir un rejeu de la faille de plus de 150 m. environ depuis le Lutétien. On possède par ailleurs des preuves du non-rejeu de celle-ci au Quaternaire.

La plaine côtière du "bassin sédimentaire de Morondava" (CLIQUET, 1957) dont la plaine de Tuléar constitue l'élément méridional est une région dans laquelle l'alluvionnement a été très intense pendant tout le plioquaternaire (sédimentation détritique d'origine continentale).

La subsidence qui affecte cette plaine côtière est mise en évidence par les résultats des sondages : les sondages TU I bis et TJ I bis, auxquels nous avons déjà fait allusion indiquent respectivement un remblaiement qui serait essentiellement plioquaternaire ou quaternaire. Par ailleurs, près d'Andavadoaka (environ 150 km au Nord de Tuléar), un forage de la Société des Pétroles de Madagascar a recoupé 250 m. de quaternaire présentant un faciès "récifal", au-dessus de l'Aquitano-Burdigalien, l'Oligocène et l'Eocène supérieur.

CLIQUET considère que l'épaisseur de ces couches, ainsi que la profondeur du Crétacé supérieur semblent indiquer une subsidence peu importante pendant le Tertiaire. D'après BATTISTINI (1959), l'ampleur des mouvements de subsidence subactuels, plus grande vers le Nord que dans la région de Tuléar, pourrait expliquer la tendance à la transformation du récif frangeant en un récif barrière, puis à l'émiettement de ce dernier en un grand nombre de récifs isolés en mer (au Nord du Mangoky).

4/ LE QUATERNAIRE MARIN : LES VARIATIONS RECENTES DU NIVEAU DE LA MER ET LE PROBLEME DE L'AGE DES RECIFS CORALLIENS

a) Rappel sur le Quaternaire marin de Madagascar

La chronologie des dépôts quaternaires à Madagascar a été précisée par BATTISTINI (1957, 1959, 1964), à la suite d'une étude stratigraphique de l'extrême Sud de l'île, lequel se trouve être tectoniquement stable. Ultérieurement (1965), ce même auteur a montré que la chronologie des épisodes sédimentaires établis pour l'extrême Sud pouvait être étendue aux formations quaternaires de la partie septentrionale de Madagascar. Nous rappellerons brièvement ci-dessous les principales conclusions dégagées par BATTISTINI à propos du Quaternaire marin de Madagascar.

On admet, au cours du Pleistocène, l'existence de deux épisodes transgressifs, au cours desquels, d'ailleurs, le niveau marin ne paraît avoir dépassé que de très peu le niveau actuel.

- L'oscillation positive la plus ancienne (Tatsimien) a laissé, dans l'extrême Sud, des dépôts de plages dont l'altitude ne dépasse pas 4 m., au-dessus du niveau des hautes mers actuelles. Ces dépôts sont soit des poudingues coquilliers à ciment calcaire, soit des calcaires très durs, riches en faune marine recristallisée, avec parfois des passées de quartz émoussés luisants.

Dans l'extrême Nord de Madagascar, le Tatsimien marin est notamment représenté -et ceci nous intéresse tout particulièrement- par un récif corallien fossile, parfois soulevé à des altitudes supérieures à 20 m. du fait des mouvements locaux de basculement, liés au volcanisme.

- Le second épisode transgressif du Pleistocène (Karimbolien) montre des traces de stationnement aux environs de 3 m. au dessus du niveau des hautes mers actuelles. Dans l'extrême Sud, les dépôts karimboliens sont représentés essentiellement par des grès calcaires à nombreuses coquilles, très riches en quartz, mais localement, ces derniers sont remplacés par des formations coralliennes en place.

Dans l'extrême Nord de Madagascar, un second récif corallien fossile, lui aussi déformé, est attribué au Karimbolien. Son altitude est toujours inférieure à celle du récif ancien que nous venons de mentionner, et elle ne dépasse pas 6 m. Des mesures d'âge absolu sur des coquilles de Gastéropodes terrestres extraites des dépôts continentaux recouvrant le Karimbolien marin (BATTISTINI, 1966) permettent de considérer celui-ci comme vraisemblablement contemporain du premier interstade Würmien qui est actuellement daté de 70 000 ans environ.

On ne sait pratiquement rien, actuellement, sur les variations du niveau marin pendant la fin du Pleistocène supérieur, auquel correspond, à Madagascar la majeure partie de la période climatique du pluvial "lavanonien". On manque en particulier totalement de données sur un éventuel stationnement marin à une cote voisine du niveau actuel entre

30 000 ans et 40 000 ans. Cet épisode (interstade ?) transgressif, signalé par STODDART (1972) et MONTAGGIONI (1972) dans l'Océan Indien (Aldabra et Maurice, notamment) et auquel certains auteurs accordent une valeur beaucoup plus générale (MILLIMAN et EMERY, 1968) n'aurait laissé aucune trace à Madagascar.

L'ampleur de la régression préflandrienne n'est pas connue avec précision. On possède cependant suffisamment de données à l'échelle mondiale pour avancer l'hypothèse qu'à Madagascar comme ailleurs elle fut très importante, le niveau du maximum régressif se situant probablement à plus de 80 m. en dessous du niveau actuel, il y a 15-18 000 ans. DANIEL et al (1971), après une étude détaillée des faciès sédimentaires de la marge continentale du Nord Ouest de Madagascar, aboutissent à la même conclusion.

Un sondage effectué par les Travaux Publics à Hiaraka a permis, grâce à une datation au radiocarbone, de montrer que le niveau était encore à 20 m. au-dessous du niveau actuel, il y a 9 000 ans environ. Par ailleurs, (BATTISTINI, 1963, 1970) de nombreuses mesures d'âge absolu indiquent que la transgression holocène avait atteint sa cote maximale (1 - 1,3 m. au-dessus du niveau actuel) aux environs de 3 700 B.P. et que la mer se serait maintenue à ce niveau pendant 1 500 ans environ.

Il est évident que la stabilité relative du niveau marin depuis près de 4 000 ans, liée au retour de conditions climatiques favorables à la vie des Scléractiniaires font des derniers millénaires une période propre à l'édification des récifs coralliens : les récifs vivants actuels sont le résultat d'une activité corallienne ininterrompue depuis le début du Flandrien.

b) Les différentes phases de l'édification des récifs coralliens dans la région de Tuléar

Le long de la côte Ouest de Madagascar dans son ensemble, seules les formations marines karimboliennes seraient représentées. L'absence de témoins de haut niveau de stationnement tatsimien peut s'expliquer par la subsidence qui affecte la plaine côtière occidentale, subsidence qui aurait entraîné sous le zéro actuel les dépôts marins les plus anciens. C'est ainsi que BATTISTINI (1964) émet l'hypothèse qu'au moins une partie du Quaternaire récifal recoupé par le sondage d'Andavadoaka pourrait correspondre au Tatsimien marin. On doit noter que la subsidence a été relativement faible pendant le Pleistocène supérieur car les formations marines karimboliennes demeurent actuellement émergées, et ne sont pas sensiblement déformées.

Dans la région de Tuléar même (entre l'Onilahy et Manombo) on ne retrouve pas localement de traces de hauts niveaux marins antérieurs au Flandrien. Il existe, cependant, en Baie de Tuléar des dépôts de grès quaternaires marins *en dessous* du plan actuel. Le plus récent de ces affleurements gréseux est situé au niveau des Grandes Basses Mers de Vive Eau ; il supporte un placage discontinu de Scléractiniaires récifaux. Les autres dépôts gréseux, situés à des profondeurs variées (25, 35, 90 m.) présentent un même faciès pétrographique. Il s'agirait de grès de néoformation, très récents, ainsi que l'indique une datation effectuée au radiocarbone sur l'un d'entre eux (1870 B.P), et qui existent de façon très localisée à l'extérieur des récifs.

L'existence , au cours du Pleistocène, d'une et plus probablement de deux périodes favorables à l'édification de récifs

coralliens dans les régions Nord et Sud de Madagascar, permet d'avancer l'hypothèse qu'il en a été de même dans la région centrale, et notamment sur la côte Ouest. C'est ainsi que WEYDERT (1968) admet l'existence à Tuléar d'un édifice récifal B_1 correspondant à la période d'activité corallienne tatsimienne, et d'un édifice B_2 correspondant à la période d'activité corallienne karimbolienne. Cet auteur considère que, contrairement à ce qui a été observé dans l'extrême Nord où les déformations tectoniques ont décalé dans l'espace les deux constructions récifales, les ensembles B_1 et B_2 de Tuléar se seraient superposés en un même lieu. Enfin, pendant la période d'activité corallienne holocène, un bioherme B_3 se serait établi à l'emplacement de B_1 et B_2 , ainsi que sur le banc de grès quaternaire le plus récent.

On ne possède, en fait, aucune preuve péremptoire d'une possible activité corallienne au Tatsimien, à Tuléar. En ce qui concerne la phase karimbolienne, nous signalerons les observations inédites suivantes : la partie la plus profonde de la pente externe du Grand Récif de Tuléar est constituée entre 20 et 50 m. environ, par une dalle de Scléractiniaires morts, présentant des traces évidentes d'érosion subaérienne (cuvettes de dissolution). Cette dalle se termine, à la profondeur de 50 m. par une encoche de corrosion taillée dans le calcaire corallien, d'une hauteur de 2 m. en moyenne, avec un encorbellement de 1,5 m. de profondeur (fig. 8).

Nous avons également observé quelques mètres en avant de la dalle, un témoin résiduel présentant une forme en "champignon" tout à fait remarquable (fig. n°9).

Ce modelé est caractéristique d'une érosion subaérienne impliquant une phase d'émersion de toute l'actuelle dalle corallienne.

L'hypothèse la plus vraisemblable consiste à rattacher cette phase d'émersion à la régression préflandrienne. Les formations coralliennes érodées par voie subaérienne pendant cette période seraient alors à attribuer à une phase antérieure d'activité récifale, probablement à la phase karimbolienne. Des mesures d'âge absolu, actuellement en cours, devraient permettre d'éclaircir cette question. Pour la période holocène, il a pu être établi que le développement des appareils récifaux n'est devenu véritablement important qu'après le maximum flandrien.

En effet, les dunes littorales antérieures à la période du maximum flandrien, âgées de 4 800 ans B.P. ^{*}, et qui n'ont pas été décalcifiées, ne comportent pas de débris coralliens. Les dunes plus récentes (1530 \pm 110 ans B.P.) renferment une teneur notable en calcaire d'origine récifale. Or, ce matériel n'a pu être transféré et accumulé sur le littoral que lorsque les récifs coralliens ont atteint un degré de développement tel qu'ils affleurent ou deviennent sub-affleurants à basse mer. En effet, ce n'est qu'à partir de ce moment là seulement, que la destruction du calcaire récifal par action mécanique (houles et vagues) est importante. Les platiers des récifs coralliens de la région de Tuléar ont donc commencé à s'individualiser entre 4 800 ans B.P. et 1 530 ans B.P.

* Les datations ont été effectuées par Madame G. Delibrias (Centre des faibles radioactivités, Gif Sur Yvette).

Il s'agit donc d'un phénomène tout à fait récent. De plus, l'étude des carottes prélevées devant l'Onilahy, au cours de la croisière 7 de l'Anton Bruun, a permis de dater la fin de l'épisode du "pluvial lavanonien" à 6 000 ans B.P. environ (VINCENT, 1972).

En raison des exigences écologiques des Scléractiniaires hermatypiques, ceux-ci n'ont pu s'installer qu'après la fin du pluvial lavanonien.

Ainsi, les appareils récifaux actuels sont le fruit d'une activité corallienne dont les premiers stades remontent à près de 6 000 ans B.P. et sans doute ininterrompue depuis cette époque. Cette activité corallienne n'est devenue réellement importante (édification de véritables récifs et individualisation des platiers) qu'à partir du maximum flandrien et postérieurement à celui-ci.

En se basant sur l'existence d'accidents dans la morphologie de surface des platiers récifaux, PICARD (1967) considère également, mais sans toutefois préciser de repères géochronologiques, que le Grand Récif de Tuléar s'est édifié en plusieurs étapes :

- la phase primitive correspondrait à l'installation, sur la dalle de grès quaternaire à Amphistégines, de quatre "boucliers" récifaux originels, grossièrement alignés (fig. n°10),

- ultérieurement les quatre "boucliers" principaux se seraient soudés, pour donner un récif continu, sur une longueur de 10 milles environ (c'est l'observation des cicatrices de ces soudures parfaitement visibles sur le platier récifal, qui a conduit à l'hypothèse des "boucliers" originels),

- enfin, le dernier stade correspondrait à une régularisation de l'alignement frontal vers le large, tandis que dans le lagon, les îlots et pâtés coralliens s'anastomosaient avec, localement, comblement des intervalles par dépôts de sédiments.

5/ LES MANIFESTATIONS VOLCANIQUES

Depuis l'Eocène, la région de Tuléar est à rattacher essentiellement à un vaste bassin sédimentaire ; aussi les roches volcaniques effusives ou intrusives y sont-elles très rares. Certes on retrouve bien dans les vallées du Fiherenana et de l'Onilahy, les basaltes crétacés sous la couverture sédimentaire mais ceux-ci, distants respectivement de 50 et 45 km. du littoral, n'ont pas de rapport direct avec les récifs coralliens actuels.

De même, au Nord de la région étudiée, les épanchements basaltiques (pleistocènes) d'Andrefarefo et de Betsioky, situés seulement à 25 et 42 km. du littoral Mikea, sont totalement indépendants des formations coralliennes établies le long du rivage actuel.

Beaucoup plus intéressant est pour nous le récif à cayes de Nosy Vé, où l'on trouve des bombes volcaniques enchassées dans des grès de plage, d'ailleurs très bien développés. Nosy Vé, est, de plus située juste au Sud et à proximité immédiate du canyon de l'Onilahy dont on peut penser (notamment en raison de l'existence d'accrores sous-marins très importants) qu'il est, au moins en partie, d'origine tectonique. On pourrait donc grâce à cette situation, supposer un soubassement de nature éruptive à l'île corallienne de Nosy Vé, ce qui permettrait d'expliquer la présence de bombes volcaniques en surface. Il ne s'agit là, bien entendu, que de simples hypothèses.

On doit signaler enfin, sur la bordure du platier récifal de Norinkazo, en baie de Tuléar, l'existence de blocs volcaniques de taille décimétrique. Ces blocs sont disséminés dans une zone de 100 à 200 m. de longueur et de quelques dizaines de mètres de large, localisée légèrement au Nord de la partie médiane du récif de Norinkazo. Il n'ont pas été retrouvés sur les pentes coralliennes situées à proximité. Il s'agit d'une roche de couleur très foncée, vert violacé, riche en sphène. L'origine de ce matériel et les causes de sa localisation sont totalement inconnus.

BATHYMETRIE ET TOPOGRAPHIE PRECONTINENTALE

La topographie du plateau précontinental de Madagascar demeure, dans l'ensemble, très mal connue. Dans la région de Tuléar, le précontinent est très étroit, et les fonds de 200 m sont distants de la côte de 3 à 4 milles marins en moyenne. La largeur du plateau est évidemment légèrement plus importante par le travers des baies (baie de Tuléar, baie de Ranobé) qui indentent le littoral. Dans cette même région de Tuléar, la séquence bathymétrique normale du plateau continental est altérée par l'existence de figures morphologiques et topographiques remarquables : Canyon sous-marin et récifs coralliens.

LE CANYON DE L'ONILAHY

Vers le sud de la région étudiée, un accident topographique majeur interrompt la continuité du précontinent : le Canyon de l'Onilahy. Ce Canyon fait directement suite au cours terrestre de l'Onilahy, lequel se trouve être, de ce fait, le seul grand fleuve de la côte Ouest de Madagascar à ne pas posséder de delta. Le canyon de l'Onilahy entaille le précontinent sur toute sa largeur, et l'on note des profondeurs importantes à proximité immédiate du littoral : les fonds de 200 m. sont à 0,65 mille de la pointe Barn-Hill, et l'on atteint 1000 m. à 3,14 milles seulement du littoral.

Cette même profondeur de 1 000 m. n'est distante que de 2,1 milles du platier émergeant à basse mer de la partie sud du Grand Récif, ce qui correspond à une pente moyenne de 14 °.

LES RECIFS CORALLIENS

La plus grande partie de la surface des fonds précontinentaux est occupée par des formations récifales et leurs dérivés (lagons et récifs de lagon). Celles-ci sont à l'origine de la topographie irrégulière, voire même accidentée, de toute la partie interne de la plateforme continentale. En particulier, l'existence de platiers coralliens asséchant à basse mer correspond à un accroissement de la zone intertidale, lié à l'existence des récifs. De même, la présence de lagons ou chenaux post-récifaux localement très larges et encombrés par la prolifération de construction organogènes entraîne une extension de la surface occupée par les "petits fonds" (profondeur inférieure à 20 m environ). Corrélativement, les fonds précontinentaux de profondeur plus importante ont une étendue réduite.

PARTICULARITES MORPHOLOGIQUES DU PRECONTINENT EXTERNE : TALUS PRERECIFAL, PLATEFORME PRERECIFALE

Une série de profils de sondage continu nous permet d'apporter quelques précisions sur la topographie et la morphologie des fonds situés à l'extérieur des récifs coralliens ; (en nous basant sur des observations faites en plongée, nous considérons que le domaine récifal est limité à la profondeur de 50 m, tout au moins pour ceux des appareils récifaux situés à l'ouvert de la baie de Tuléar).

La topographie prérécifale est caractérisée tout d'abord par l'existence d'un talus sédimentaire détritique s'étendant jusqu'à 60-65 m. La pente de ce talus est sensiblement plus forte que celle de la partie la plus profonde de la pente externe du récif (dalle corallienne). L'origine du talus prérécifal est évidente : il s'agit d'une accumulation de sédiments mis en place par gravité ainsi que par les courants de décharge descendant la pente externe récifale.

Au-delà de 60 à 65 m, on observe de façon constante la présence d'un replat, ou plus exactement d'une plateforme, très faiblement inclinée vers le large (Fig. n° 11 et 12). La largeur de cette plateforme peut varier, en moyenne entre 200 et 600 m. Elle est exceptionnellement étroite sur la radiale D (40 à 75 m), mais on doit noter que la pente y est du même ordre de grandeur que celle qui a été calculée pour les autres radiales (moyenne $2^{\circ} 30$). Sur la radiale E, la plateforme pré-récifale, large de 240 m environ affecte une forme de cuvette en raison d'une légère remontée des fonds sur sa bordure extérieure.

LA PENTE CONTINENTALE

La limite externe de la plateforme pré-récifale, qui se situe à des profondeurs variant entre 65 et 90 m. environ, est marquée par une augmentation progressive de la pente du fond, indiquant un rebord arrondi. Au-delà, l'inclinaison du substrat est sensiblement constante et relativement forte jusqu'à la profondeur de 200 m en moyenne (jusqu'à 275 m. sur la radiale F). Dans certains secteurs (radiales C et D par exemple), la pente moyenne entre 100 et 200 m. dépasse même 45° , ce qui est remarquable.

Ensuite, à partir d'une profondeur située entre 200 et 300 m, variable suivant la radiale considérée, l'inclinaison du substrat est à nouveau plus faible (exception faite pour la radiale A). Le changement de pente qui est parfois très important, se fait de façon rapide, en général.

L'analyse succincte des profils de sondage semble donc démontrer que le plateau continental ne s'étend pas au-delà de ce que nous avons appelé *plateforme pré-récifale* ; les fonds en forte pente situés en avant seraient alors référables au talus continental (ou pente continentale).

TABEAU III

Topographie Prérécifale

	PLATEFORME			PRERECIFALE		PENTE CONTINENTALE	
	Profondeur début (m)	Profondeur fin (m)	Largeur (m) plateforme	Pente plateforme	Pente moyenne 100-200 m	la pente Maximale	
Radiales							
Pylones (A)	63,5 62	74 72	465 389	1° 16 1° 17	12° 10 10° 45	74-300 200-300	
Inter n° 1 (B)	62	74	222	3° 06	09° 40	100-152	
Inter n° 2 (C)	62 61	88 84	592 481	2° 30 2° 34	33° 30 50° 58	100-240 100-207	
Antseteky (D)	61 61 61	68 63,5 63,5	74 74 37	5° 23 1° 54 3° 50	33° 30 - 50° 58	100-200 100-200 100-200	
Ankarandava (E)	63,5	63,5 (maxi. à 66)	241	cuvette	30° 40	103-205	
Sud Crique Sud (F)	61 63,5	73 72	203 222	3° 23 2° 12	18° 30 19° 50	74-274 72-274	
Sud Ifaty (G)	58	70					

Le plateau continental tel que nous venons de le définir présente donc deux caractéristiques remarquables qu'il convient de rappeler :

- Il est bathymétriquement limité à la profondeur de 95 m. au maximum, valeur suffisamment faible pour qu'elle mérite d'être soulignée.

Il est très étroit dans son ensemble, et plus encore dans sa partie externe prérécifale : les grands appareils récifaux de la région de Tuléar sont établis à proximité du rebord précontinental, et, avec leurs annexes, ils encomrent donc la majeure partie du plateau.

On pourrait être tenté, *a priori*, de considérer ces caractéristiques du plateau continental comme des particularités locales liées à la présence toute proche du canyon de l'Onilahy. Deux profils de sondage, effectués par le travers de Songeritelo (radiale H) et au sud de la fausse passe d'Ifaty (radiale G) semblent montrer, en fait, que les caractéristiques topographiques et morphologiques du plateau continental mises en évidence devant la baie de Tuléar se retrouvent également plus au Nord. Malgré l'imperfection des deux enregistrements auxquels nous nous référons, on retrouve sur les deux radiales la plateforme prérécifale à laquelle fait suite une chute rapide des fonds, la pente la plus forte se situant entre 90 et 120 m. environ. On doit noter toutefois, et ceci tout particulièrement sur la radiale G (sud Ifaty) :

- que la plateforme prérécifale est relativement large, beaucoup plus en tout cas que devant le Grand Récif de Tuléar,

- que l'inclinaison de la pente continentale est faible comparée à celle de la pente située au large de la baie de Tuléar. En conséquence, les isobathes de 200 et 300 m se trouvent relativement éloignés des appareils récifaux (3 milles environ pour l'isobathe 200 m en face d'Ifaty, 1,1 mille seulement devant Tuléar).

On peut donc conclure que la proximité du Canyon de l'Onilahy ne modifie pas radicalement la morphologie et la bathymétrie du plateau continental prérécifal en face de la baie de Tuléar. Son influence ne se traduirait, en fait, que par l'existence d'une forte inclinaison de la pente continentale, laquelle semble représenter, au moins dans la moitié sud du Grand Récif, le versant N.E. du Canyon lui-même.

Les données structurales relatives au plateau continental font totalement défaut. Il serait en particulier fort utile de préciser par sismique légère les rapports qui peuvent exister sous le talus prérécifal, entre la plateforme prérécifale et la base des appareils récifaux. De même, l'étude de carottes effectuées sur la plateforme prérécifale permettrait d'y rechercher d'éventuels faciès sédimentaires littoraux qui fourniraient de précieuses indications paléocéanographiques, notamment sur l'histoire des appareils récifaux.

En définitive, les édifications coralliennes apparaissent comme l'élément morphologique déterminant et fondamental du plateau continental considéré dans son ensemble. Au voisinage de Tuléar, ce plateau continental paraît être, de façon générale relativement étroit et bathymétriquement peu étendu. On peut le diviser en un plateau continental *récifal*, relativement large, et en un plateau continental *prérécifal* (ou externe) proportionnellement plus étroit. Les profils de sondage nous ont permis de mettre en évidence sur ce dernier des caractéristiques morphologiques et topographiques originales : talus prérécifal, plateforme prérécifale.

PHYSIOGRAPHIE RECIFALE

Les édifications coralliennes dans la région de Tuléar sont, ainsi que nous l'avons vu dans le chapitre précédent, établies sur un précontinent très étroit. Dans leurs grandes lignes, les principales formations récifales s'étendent plus ou moins parallèlement au littoral, et leur direction générale est celle de la ligne de rivage régularisée. En conséquence, les appareils récifaux ne sont réellement bien séparés du rivage qu'en face des principales baies (baies de Tuléar et de Ranobé notamment). Ils sont alors établis approximativement le long d'une ligne théorique joignant les extrémités de chacune de ces baies.

Malgré la disposition générale, grossièrement parallèle au littoral, la distance du front de récif à la côte peut varier d'un point à l'autre dans une assez large mesure (depuis une centaine de mètres jusqu'à près de 5 milles marins, soit 9 km environ). Les différences de largeur des platiers récifaux et plus encore les différences d'éloignement des récifs par rapport au littoral sont la cause de ces variations. Les fluctuations de ce dernier élément permettent, en fait, de distinguer plusieurs types physiographiques récifaux : récifs frangeants *sensu stricto*, dont le platier est en continuité directe avec les substrats littoraux exondables; récifs barrières, séparés du littoral par un lagon ou chenal postrécifal généralement profond de plusieurs mètres. Ainsi que nous le verrons dans les lignes qui suivent, on trouve, dans la région de Tuléar, de bons exemples de chacun de ces types physiographiques. Entre ces deux extrêmes se situe la catégorie très hétérogène et de beaucoup la plus importante des récifs "intermédiaires", dans laquelle le lagon ou chenal postrécifal est mal individualisé, et où les profondeurs sont souvent très faibles (nous incluons dans cette catégorie la plupart des "récifs frangeants à chenal d'embarcation" de divers auteurs). (Voir Fig. n° 13).

On doit signaler enfin que l'île de Nosy-Vé, qui est située juste au Sud de l'estuaire de l'Onilahy, correspond à un type physiographique tout à fait différent et très caractéristique : Nosy-Vé, en effet, est un excellent exemple de récif à caye sableuse émergée.

Les récifs de la région étudiée se répartissent essentiellement en deux grands ensembles physiographiques : Récifs de la Baie de Tuléar, d'une part, et Récifs bordant le littoral entre l'embouche du Fiherenana et la région d'Ifaty d'autre part. Seules, les formations coralliennes établies le long de la presqu'île de Sarodrano n'entrent pas dans le cadre de ces deux grands ensembles. Aussi sommes-nous conduits à les considérer isolément.

1/ LE RECIFS DE SARODRANO

La presqu'île de Sarodrano est constituée par une importante flèche sableuse dont la base vient s'appuyer sur une falaise éocène, disséquée par l'érosion marine, et qui se termine dans la baie de Saint Augustin par l'éperon rocheux de la pointe Barn Hill. Cette flèche sableuse présente une direction SSE-NNW, donc (en accord avec la loi de Schorr) sensiblement perpendiculaire à la direction des vents dominants. Les formations coralliennes constituant le récif de Sarodrano s'étendent tout le long de la façade occidentale de la presqu'île, soit sur près de 2 milles marins (3500 mètres environ). L'édifice récifal, de type frangeant, dépourvu de chenal d'embarcation, s'élargit régulièrement du Sud-Sud-Est au Nord-Nord-Ouest : la largeur du platier est de 450 m seulement près de la falaise éocène ; elle atteint, par contre, près de 1 000 m. par le travers de la pointe de Sarodrano. A ce niveau, le front récifal prend brusquement une direction SW-NE, et il rejoint le littoral près du crochon terminant au Nord-Est la pointe de Sarodrano.

Cette extrémité septentrionale du récif représente la rive sud de l'une des passes mettant en communication la baie de Tuléar avec la mer ouverte. (Il s'agit plus précisément de la passe située entre l'île de Nosy Tafara et Sarodrano). Toute la partie nord de ce récif est donc affectée par le transit de masses d'eau entrant ou sortant de la baie de Tuléar, en fonction des courants de marée.

Il convient enfin de faire deux remarques, à propos du récif de Sarodrano :

- d'une part il est situé dans une zone qui présenterait des traces d'un léger basculement, lequel correspond au rebord nord-est du canyon de l'Onilahy (PICARD, 1967),

- d'autre part, les formations construites organogènes ne s'appuient pas directement sur la falaise éocène : on observe, en effet, au pied de celle-ci une plateforme d'érosion façonnée dans le même matériel éocène. Cette plateforme, non-récifale, large de 150 à 180 m au maximum, a une direction générale sensiblement Sud-Nord. Elle est en parfaite continuité avec le platier du récif frangeant et située au même niveau que celui-ci. On l'en distingue cependant aisément, outre sa direction générale et la nature du substrat, par des caractères morphologiques et bionomiques. D'un point de vue morphologique cependant, on doit noter l'existence de figures d'érosion en "dents de peigne" sur le rebord externe du platier éocène (l'analogie avec les formations coralliennes est ici évidente). On remarque aussi la présence, plus vers l'intérieur, près du pied de la falaise, de vasques étagées telles que celles décrites par BATTISTINI (1964,) dans l'extrême sud de Madagascar.

2/ LES RECIFS DE LA BAIE DE TULEAR

Les récifs coralliens de la baie de Tuléar peuvent être classés en 3 catégories : Récif externe, Récifs internes et bancs coralliens.

Le Récif externe

Le récif externe, ou plus précisément l'arc récifal externe est composé de deux appareils récifaux d'importance très inégale : l'île de Nosy Tafara, vers le Sud, et le Grand Récif de Tuléar barrant plus au Nord presque toute la baie de Tuléar (Fig. n°3)

a) Nosy Tafara

Nosy Tafara ("la dernière île") est l'élément le plus méridional de l'arc récifal externe. Il s'agit d'un récif de forme assez mal définie, de 1 100 m. de longueur environ et 1 000 m. de largeur, et dont la partie antérieure, exposée aux houles du large est régulièrement convexe. Nosy Tafara divise la sortie sud de la baie de Tuléar en deux passes : l'une (la seule qui soit pratiquée, en fait) large de 2 000 m. est située entre la corne sud du Grand Récif et Nosy Tafara (passe sud du Grand Récif) ; l'autre large de 450 m. sépare Nosy Tafara du récif de Sarodrano et donne accès, vers la baie de Tuléar à une zone encombrée de pâtés coralliens (passe de Sarodrano).

b) Le Grand Récif

Le Grand Récif de Tuléar est l'élément constitutif principal de l'arc récifal externe. Il barre vers le large la presque totalité de la baie de Tuléar, à l'exception de deux passes situées entre le récif et la côte, aux extrémités nord et sud de la baie.

Du fait de la présence de Nosy Tafara entre la corne sud du Grand Récif et la côte, la passe Sud est en fait double, ainsi que nous l'avons indiqué dans les lignes qui précèdent. La passe Nord, qui affecte la forme d'un canal large de 1 300 à 1 400 m. entre la corne nord du Grand Récif et la presqu'île d'Anosy, est orientée SE-NW.

Le Grand Récif s'étend sur une longueur de près de 10 milles nautiques (18 km) et sa largeur varie entre 950 et 3000 m environ. Ainsi que l'a suggéré PICARD (1967) le Grand Récif s'est probablement édifié à partir de "boucliers" récifaux originellement distincts (Fig. n° 10), qui se seraient soudés ensuite, et en arrière desquels se seraient déposées des quantités plus ou moins importantes de matériaux sédimentaires. Cette hypothèse explique certaines des particularités physiographiques du Grand Récif, et notamment les brusques variations de largeur de l'édifice d'un point à l'autre du récif. C'est ainsi que l'une des zones les plus étroites du Grand Récif (Antseteky) correspond indubitablement à une ancienne soudure (dont on peut d'ailleurs observer les traces) entre deux boucliers récifaux. La zone située immédiatement au sud de la précédente, et qui est la plus large du Grand Récif, correspond, au contraire à "un bouclier récifal" en arrière duquel s'est accumulée une grande quantité de sédiment.

Trois types d'"accidents" typiquement physiographiques, dont certains se retrouvent dans les récifs situés au nord de la baie de Tuléar, sont à signaler sur le Grand Récif : les criques externes, les vasques et un lagon enclavé improprement appelé "Grande Vasque". Les criques externes sont des échancrures de la partie frontale du récif, entaillant l'édifice corallien sur une distance qui peut atteindre une centaine de mètres. Il existe trois criques sur le Grand Récif (Crique Sud, Petite Crique et Grande Crique) dont l'une au moins, la crique Sud, correspond à une zone de soudure entre deux boucliers. Les vasques sont des dépressions à parois plus ou moins raides, de 50 à 100 m. de large et de 5 à 10 m. de profondeur, isolant aux basses mers de vives eaux d'importantes masses d'eau au sein du platier récifal. Il existe dans la moitié nord du Grand Récif, trois vasques situées à proximité immédiate les unes des autres et communiquant entre elles directement ou non. Ces trois vasques procèdent d'une seule et même vasque originelle de plus grandes dimensions, secondairement cloisonnée par les formations construites de colmatage. Cette vasque originelle représentait un accident physiographique majeur du Grand Récif

Le lagon enclavé ("Grande Vasque") est allongé suivant l'axe du Grand Récif, dans la partie la plus interne du platier. Il s'agit d'une dépression, longue de 1 800 m., large de 300 à 400 m. et profonde de 15 à 18 m, qui n'est reliée au lagon véritable (ou chenal postrécifal) que par une passe dont la profondeur du seuil est à peine inférieure au zéro des cartes. Le lagon enclavé du Grand Récif de Tuléar résulte d'une coalescence de pinacles et pâtes coralliens avec la bordure interne des boucliers récifaux primitifs, coalescence qui est le fait de l'extension des constructions organogènes et aussi d'un colmatage sédimentaire. Ce processus de formation est tout à fait analogue à celui qui a été décrit par GUILCHER (1959) pour les petits lagons multiples des récifs de la baie de Ramanetaka.

En arrière du Grand Récif, s'étend la baie de Tuléar, laquelle n'est autre qu'un lagon allongé entre le récif et la côte, d'où la dénomination de "chenal postrécifal" qui lui est parfois appliquée. La largeur du lagon est variable : 1 300 m. seulement au niveau de la passe Nord, 8 500 m. environ dans le secteur le plus large (au Sud du parallèle 23°24' S). Dans sa moitié interne et notamment dans sa partie méridionale, le lagon est encombré d'une série de bancs coralliens et de récifs côtiers qui affleurent aux basses mers de vives eaux, qui sont soit en continuité directe avec le littoral, soit reliés à la côte par des zones de très petits fonds (moins de 1,5 m), couverts d'herbiers de *Phanérogames*.

Les eaux libres du lagon sont donc véritablement limitées à un chenal dont la largeur n'est guère supérieure à 4 000 m. Les profondeurs généralement faibles, ne dépassent 10 m. que dans un sillon central occupant approximativement l'axe du chenal. Vers le centre du lagon, le sillon axial se trouve interrompu par deux larges rides, entre lesquelles le fond affecte une topographie en forme de cuvette. L'une de ces rides joint la pointe Angèle au Nord du Banc d'Ankilibé ; l'autre s'étend environ un mille plus au Nord entre la Pointe Serpent et la Pointe Befotaka. Ces rides définissent des seuils dont la profondeur est de 9 m. environ pour la ride Sud, et de 6 m. pour la ride Nord. On doit noter enfin que, dans l'axe du chenal, la profondeur croît légèrement vers les passes Nord et Sud où elle atteint, dans les deux cas, la valeur de 17 m.

Les Récifs Internes

Les récifs internes, formations qu'en 1909 F.GEAY appelait déjà "récifs intérieurs", sont d'un point de vue physiographique, des récifs de lagon. Il s'agit donc d'édifications coralliennes dont la forme générale est assez mal définie. Leurs platiers, qui émergent aux B.M.V.E. ont des dimensions de l'ordre du kilomètre. Ces récifs internes sont parfaitement isolés les uns des autres par des passes, grossièrement perpendiculaires au littoral, larges de 300 m. environ et de 4 à 5 m. de profondeur, et qui sont parcourues par de vifs courants. Ils sont de plus, séparés du rivage par un "chenal littoral" de 1 000 m. de largeur environ, dont la profondeur ne dépasse jamais 2 m.

Du Sud au Nord, on distingue 3 récifs internes : BELOZA (ou Ambatomitzanga), DIMADIMATSY et NORINKAZO.

Beloza

Le récif de Beloza est situé juste au Nord de la presqu'île de Sarodrano, laquelle, ainsi d'ailleurs que Nosy Taïara, le protège des influences de la houle du large : Beloza est donc indubitablement en mode relativement calme. Sa bordure externe, assez régulièrement convexe vers le lagon est bordée par une série d'îlots coralliens dont certains ne sont distants que de quelques dizaines de mètres. Le récif de Beloza est relié au rivage par un pédoncule sédimentaire orienté S.E.-N.W. qui s'enracine à proximité de la source Bina ("Grotte" de Sarodrano) et qui marque l'extrémité Sud du chenal littoral. Grâce à ce pédoncule, Beloza est le seul des récifs internes que l'on puisse atteindre sans embarcations aux Basses Mers de Vives Eaux.

Dimadimatsy

Le récif de Dimadimatsy a une forme proche de celle d'un carré d'environ 1 000 m. de côté dont une des diagonales est orientée Nord-Sud. L'angle Est du récif se prolonge par une accumulation sableuse "sous le vent" qui s'étale et finit par se perdre dans le chenal du littoral. Le caractère lobé de la bordure externe de Dimadimatsy est très accusé.

De plus, dans la moitié Sud de ce récif, quatre îlots coralliens sont établis en avant du front récifal, dont ils ne sont séparés, pour certains d'entre eux du moins, que par une vingtaine de mètres.

Norinkazo

Norinkazo, le plus septentrional des récifs internes a grossièrement la forme d'un parallélogramme dont deux des côtés, d'environ 1 600 m. de longueur, sont orientés Nord-Sud. Sa largeur Est-Ouest est de l'ordre de 1 000 m. La bordure externe, qui correspond aux faces Ouest et Sud-Est de l'édifice récifal, n'est pas lobée-contrairement à ce que l'on observe à Dimadimatsy -mais est presque parfaitement régulière. Signalons également que l'on n'observe pas d'îlot corallien en avant de la bordure externe. Il existe, comme dans les récifs internes précédents une accumulation sableuse "sous le vent" qui, ici, est dans le N N.E. de l'édifice récifal. Comme à Dimadimatsy, celle-ci se perd dans le chenal littoral.

Les récifs internes du lagon de Tuléar présentent un certain nombre de caractères physiographiques et morphologiques communs traduisant une adaptation aux conditions de mode et de rhéologie propres au lagon. D'un point de vue physiographique, on note une progression plus rapide des formations coralliennes internes suivant la direction des orthogonales des houles refractées ou diffractées au niveau de la passe Sud : les bordures frontales des récifs internes ont tendance à gagner vers le centre de cette passe, les courants de marées, canalisés entre les divers édifices coralliens venant dans une certaine mesure infléchir ou modifier la direction initiale de progression.

Par ailleurs, l'extension des récifs de type "interne" vers l'extérieur de la baie est liée au mode, et elle est d'autant plus rapide que ce dernier est agité. Ceci peut fournir une hypothèse explicative de la position relative des bordures frontales et des îlots coralliens situés juste en avant des récifs internes : Beloza, le plus abrité d'entre eux, est celui qui progresse le moins rapidement ; aucun des îlots coralliens qui sont établis en avant de sa bordure externe, sur les petits fonds du lagon, n'a été rejoint.

Le récif de Dimadimatsy, moins abrité que Beloza, doit le caractère lobé très accusé de son rebord externe à sa progression plus rapide ; celle-ci a eu pour résultat de provoquer le rattachement, puis l'incorporation, totale ou partielle, à l'édifice récifal d'îlots de lagon primitivement situés en avant de ce dernier. Ce phénomène se poursuit actuellement, et quelques uns des îlots situés près de Dimadimatsy sont en voie d'y être rattachés.

Norinkazo est celui des trois récifs internes qui est en mode le moins abrité ; c'est aussi celui qui a progressé le plus rapidement. Les îlots coralliens qui ont pu exister en avant du récif y sont déjà incorporés (on observe des traces sur le platier) et la bordure externe n'est même plus lobée. Elle est déjà presque totalement régularisée.

On est ainsi conduit à considérer les trois récifs internes du lagon de Tuléar comme trois stades successifs d'un seul et même processus de progression "centripète". Il s'agit, en fait, d'une progression en direction de l'axe de l'ouverture du plan d'eau, ou plus précisément en direction de l'origine des actions hydrodynamiques, le développement étant d'autant plus rapide que le mode est moins abrité. Ce phénomène n'est nullement caractéristique des récifs internes ou même des récifs de lagon en général. Il est propre aux récifs de mode semi-abrité proliférant dans des baies protégées des influences de la houle du large, mais dans lesquelles la rhéologie joue un rôle déterminant. Un excellent exemple est fourni par les récifs de la baie Ramanetaka (GUILCHER, 1958). Ici, à Tuléar, le lagon joue vis à vis des récifs internes le rôle d'une baie semi-abritée, avec un gradient d'agitation croissante, de Beloza à Norinkazo, et dont l'ouverture est représentée par la passe Sud.

Nous signalerons pour terminer les principaux caractères morphologiques communs aux récifs internes : absence d'éperons et de sillons sur leur bordure frontale, pente vers le lagon de faible hauteur mais relativement inclinée, absence de levée détritique, développement important des bourrelets d'*Acropora* branchus et des accumulations sédimentaires.

LES_BANCS_CORALLIENS

Au nord des récifs internes, la partie médiane de la baie de Tuléar est occupée par deux bancs coralliens, Mareana et Ankilibé, avançant largement dans le lagon et découvrant à basse mer. Vers l'arrière, ils sont reliés directement à la côte, et il n'existe pas de chenal littoral comme c'est le cas en arrière des récifs internes. Toutefois, le plus septentrional de ces deux bancs, celui de Mareana, est légèrement décollé du rivage : il est séparé du large estran vaso-sableux faisant suite au cordon de mangrove et à la haute plage, par une légère dépression en forme de sillon orienté SE-NW, large de 150 à 200 m., et qui assèche presque complètement aux B M G V E. La partie interne, au moins, des bancs coralliens est constituée par une dalle de grès calcaire quaternaire.

L'une des différences les plus marquantes entre les récifs internes et les bancs coralliens réside dans l'absence quasi-absolue de formations bioconstruites actuelles au sein de ces derniers. En particulier, les Scléractiniaires, au demeurant peu nombreux, n'existent que sous la forme de colonies isolées, ou tout au plus juxtaposées.

On n'observe aucune coalescence entre les divers massifs coralliens même sur les bordures externes où ils sont cependant un peu plus abondants que sur la surface même des deux bancs. Les autres formations organogènes, celles qui résultent par exemple de l'activité des Algues Corallinacées ou des Gastéropodes Vermetidae, sont totalement absentes.

La majeure partie de la surface de Mareana et d'Ankilibé est recouverte d'un dépôt sédimentaire sablo-vaseux ou vaso-sableux sur lequel se sont implantées de vastes pelouses de Phanérogames marines. L'uniformité, voire même la monotonie, de l'aspect des peuplements d'herbiers rend compte de l'absence apparente de zonation sur les bancs coralliens. La médiocrité de l'activité corallienne actuellement observée sur ceux-ci est une conséquence des modes calmes favorisant à la fois la turbidité de l'eau et le dépôt des éléments en suspension. On doit aussi faire intervenir l'influence capitale qu'a eue le Fiherenana, il y a quelques décennies, lorsqu'il rejoignait la mer au niveau de l'actuelle pointe

Befotaka, apportant sur Mareana et Ankilibé une eau peu salée et riche en particules terrigènes.

3/ LES RECIFS LITTORAUX ENTRE LA POINTE ANOSY ET IFATY

Les formations coralliennes situées au Nord de la Baie de Tuléar se composent essentiellement d'un récif littoral continu depuis l'embouchure du Fiherenana jusqu'à la fausse passe d'Ifaty. A ce récif interrompu sur plus de 9 milles marins (17,2 km), on doit rajouter, juste au Nord de la Pointe Anosy, le petit récif de Nosy Vato, encore appelé Banc de Nosy Vato.

a) Nosy Vato

Nosy Vato se trouve au sortir de la passe Nord de la Baie de Tuléar. Il est largement rattaché, sur une longueur de 800 m. environ, à la flèche sableuse d'Anosy et affecte une forme approximativement semi-circulaire.

A la surface du récif de Nosy Vato, la vie corallienne est des plus réduites : le platier apparaît ensablé en maints endroits et les nombreux restes des formations organogènes de diverses origines sont envahis par une abondante végétation algale. Par ailleurs, la levée détritique n'apparaît qu'à l'état vestigial. La forme de Nosy Vato, le caractère transgressif de la flèche sableuse d'Anosy, mise en place par le Fiherenana que l'on sait avoir montré de nombreuses divagations au cours des derniers siècles, l'aspect senescent des peuplements enfin, nous incitent à penser *a priori*, en accord avec l'hypothèse émise par PICARD (1967) que Nosy Vato était originellement une île. Cette hypothèse a pu être confirmée par l'examen des cartes dressées par VAN KEULEN (1755), LE FER DE BEAUVAIS (1770) et SOLMINIHAC (1785). Ces documents montrent, en effet, sans ambiguïté, qu'il y a deux siècles Nosy Vato était bien un récif isolé (Fig. n° 14 et 15) et ils

s'accordent pour indiquer que cette île était alors située à environ 1 000 toises* du littoral dont elle était séparée par des profondeurs de 9 à 10 brasses françaises**. Ainsi existait alors à l'extrémité Nord de la Baie de Tuléar, un édifice corallien isolé montrant une disposition strictement analogue à celle que l'on observe encore aujourd'hui à l'extrémité Sud de la baie, avec Nosy Tafara. Depuis cette époque les apports terrigènes dus au Fiherenana sont venus combler la passe Nord-Est entre l'ancien rivage et Nosy Vato.

Ce comblement était presque totalement réalisé en un peu moins d'un siècle, ainsi que nous l'enseigne une carte de PONPON datant de 1866, sur laquelle Nosy Vato est représentée à proximité immédiate de la côte. De nos jours, Nosy Vato, incorporée au rivage, est à moitié enfouie sous le cordon littoral actuel.

* La toise valait 1,949 m., ce qui place Nosy Vato à un peu plus d'un mille du rivage.

** Le terme de brasse française est lui-même ambigu. On utilisait dans la marine, à cette époque, soit la brasse de cinq pieds (petite brasse : 1,648 m.), soit la brasse de 6 pieds (1,948 m.) On peut admettre que la profondeur maximale entre Nosy Vato et la côte était alors de 17 à 18 m.

b) Le récif littoral du Fiherenan à Ifaty

Les formations coralliennes qui s'étendent de façon ininterrompue entre l'embouchure actuelle du Fiherenana et la fausse passe d'Ifaty, bien que représentant un seul et même appareil récifal, peuvent d'un point de vue physiographique se diviser en trois secteurs : de l'embouchure du Fiherenana à la latitude $23^{\circ}15' S$; de la latitude $23^{\circ}15' S$ à Beravina ; de Beravina à la fausse passe d'Ifaty.

Secteur Nord Fiherenana (de l'embouchure du Fiherenana à la latitude $23^{\circ}15' S$).

Dans le sud du secteur Nord Fiherenana, le récif corallien est très étroit (une centaine de mètres tout au plus), à l'exception de la partie (appelée récif du Fiherenana) formant une légère avancée vers le large juste en avant de l'actuelle embouchure du fleuve. Vers le Nord, la largeur du platier augmente, d'abord lentement, sur 2,5 km environ, puis plus rapidement ensuite. En face de l'extrémité de la flèche sableuse du Nord Fiherenana, le récif atteint 1 200 m. de largeur. Malgré les apparences, ce récif qui demeure partout relativement étroit, n'est pas un véritable récif frangeant (PICHON, 1964) : il est, en effet, nettement décollé du rivage originel, marqué par un cordon dunaire, et que suit la route de Tuléar à Ifaty. Le parallélisme entre le tracé de ce rivage primitif et le tracé du front récifal est, d'ailleurs, tout à fait remarquable.

Comme cela fut le cas pour Nosy Vato, ce secteur récifal a d'abord été rattaché à la côte par comblement du lagon dont l'actuel marais à *Typha angustifolia* et *Acrostichum aureum* (dans lequel on observe des mares profondes de plusieurs mètres) représente un vestige. Le platier récifal a ensuite été envahi par les apports terrigènes fluviaux qui ont donné naissance à des dépôts de caractéristiques variées, plus ou moins éolisés, et notamment, à l'immense flèche sableuse du Nord Fiherenana laquelle représente le littoral actuel.

Par endroits, cette dernière recouvre et fossilise la levée détritique du récif. Ceci prouve que les édifications coralliennes, dans ce secteur, sont antérieures à la mise en place de la flèche sableuse et qu'il ne s'agit donc pas de véritables récifs frangeants établis en fonction de la ligne de rivage actuelle.

Pour cette raison, nous préférons le terme de "récif littoral" qui rend néanmoins compte de leur caractère physiographique principal, à celui de récif frangeant.

Secteur de la latitude 23° 15' S à Beravina

Dans le secteur qui s'étend de l'extrémité de la flèche sableuse Nord Fiherenana à la pointe de Beravina, le récif apparaît comme étant originellement frangeant. Il est établi en avant d'une ligne de rivage qui paraît n'avoir subi, contrairement au secteur précédent, que des modifications très mineures, au cours de l'Holocène. Il en est séparé par un rideau de Mangrove discontinu.

La largeur du platier est assez constante dans tout ce secteur, long de 6 km environ : elle est partout comprise entre 1 000 et 1 200 m. Il n'existe pas à proprement parler de "chenal d'embarcation" ou tout au moins celui-ci n'est-il pas différencié d'un ensellement interne lui-même peu marqué. Dans le secteur considéré, le récif corallien présente deux particularités :

- d'une part, le front du récif, orienté sensiblement Nord-Sud, est en retrait dans l'ensemble de l'alignement des appareils récifaux situés plus au Nord et plus au Sud. Le récif tendrait, cependant, à se réaligner, l'aspect de progression vers le large se traduisant par une morphologie particulière de la zone frontale. On doit y noter, en outre, au Sud du village de Songeritelo la présence de deux criques externes comparables à celles que nous avons signalées à propos du Grand Récif de Tuléar,

- d'autre part, l'ensemble des platiers récifaux de ce secteur est perturbé par le transit et le dépôt de sédiments provenant de l'exutoire Nord Fiherenana. Une partie des sables apportés sur le récif traverse

totallement le platier et se dépose sur la pente externe, tandis qu'une autre partie s'accumule en bancs dans la partie médiane de l'édifice. Les éléments les plus fins, quant à eux, se déposent essentiellement sous la forme de banquettes vaseuses colonisées ou non par la mangrove, au pied de la haute plage, sur la bordure interne de l'édifice récifal.

De Beravina à la fausse passe d'Ifaty

Le caractère essentiel de ce secteur qui s'étend sur une longueur de 3 000 m. seulement, réside dans le décollement progressif du récif corallien par rapport au rivage. A partir de la pointe Beravina, en effet, le récif prend une orientation SE - NW et s'écarte de la côte qui garde une direction générale Sud Nord jusqu'au fond de la baie de Ranobé. Il s'agit donc là d'un exemple parfait de récif intermédiaire, lequel montre de plus un passage continu du type frangeant au type barrière. Le chenal post-récifal (ou lagon) n'est, au niveau de la pointe Beravina, qu'un simple sillon d'une centaine de mètres de large et où il ne reste que quelques dm d'eau à basse mer, qui vient se perdre dans la partie la plus interne du platier récifal. Vers le Nord, il s'élargit en même temps que sa profondeur augmente. Par le travers de la fausse d'Ifaty, il mesure environ 1 200 m. de large et sa profondeur est de 4 à 5 m. Les courants de marées, parallèles au littoral, y sont très vifs. L'édifice récifal lui-même est large de 1 500 m. à 2 000 m. Dans l'est de la fausse passe d'Ifaty, il se prolonge dans le lagon par une pointe ou langue sablo-vaseuse, orientée W-E, affleurant aux BMGVE, et longue de près de 800 m.

La fausse passe d'Ifaty est un accident physiographique majeur de la zone frontale des récifs de ce secteur. Elle interrompt en effet, la partie externe de l'édifice récifal sur une longueur de 400 m. environ et entaille le platier sur une distance de près de 600 m. Ses dimensions sont donc celles d'une passe beaucoup plus que celles d'une crique externe, avec laquelle elle présente cependant une nette similitude de formes. Le nom de fausse passe qui a été donné à cet accident, se justifie par le fait qu'il n'entaille pas le récif sur toute sa largeur, et ne débouche donc pas dans le lagon : la partie arrière de la fausse passe est

encombrée de formations coralliennes diverses (pinacles et pâtés coralliens) auxquelles fait suite un platier déprimé constituant un seuil peu profond, parcouru par de vifs courants. Nous n'avons pas actuellement d'hypothèses satisfaisantes à présenter quant à l'origine et à la signification de la fausse passe.

CARACTERES MORPHOLOGIQUES

L'étude complète de la morphologie des formations récifales de Tuléar a donné lieu à une publication par CLAUSADE *et al.* (1971) ; il s'agit essentiellement d'un catalogue des formes du relief des récifs coralliens, chaque figure morphologique répertoriée étant nommée et accompagnée d'une description qui constitue sa définition. Cette étude ne tient pas compte des rapports existant entre les différents éléments caractérisant l'état de la surface des récifs coralliens.

Or, il existe, en réalité, entre ces éléments une hiérarchie que nous nous sommes efforcés de mettre en évidence. C'est ainsi, que certaines des figures décrites ont une signification non pas morphologique, mais plutôt physiographique, en ce sens que c'est leur présence ou leur absence, ainsi que leur extension qui déterminent les particularités physiographiques (géographiques) des édifices coralliens considérés.

Les caractères ayant une signification physiographique peuvent eux-mêmes se classer, du général au particulier en éléments d'ordre fondamental, d'ordre primaire et d'ordre secondaire ^{*}.

Les figures ayant une signification proprement morphologique se divisent en figures *élémentaires* et figures *dérivées*.

Les figures *élémentaires* satisfont également à la règle de l'unicité à l'échelle d'un récif, à l'exception des éléments constitutifs des levées détritiques en dômes pour lesquelles on observe une alternan-

* Cette hiérarchie est essentiellement basée sur un critère dimensionnel, l'unicité de chacun des éléments physiographiques étant de règle à l'échelle d'un récif donné (les éléments tels que criques externes, vasques et lagon enclavés dont la pluralité constitue le cas général, sont à considérer comme des *accidents physiographiques*.)

ce dôme / couloir de marée parallèlement au front récifal. Cette unicité se retrouve toutefois, sur une coupe perpendiculaire au front récifal, allant du large vers le lagon. De façon générale, les figures morphologiques élémentaires sont toujours présentes dans un édifice corallien normalement et complètement développé. Elles ne sont cependant pas nécessairement toutes présentes simultanément sur une même coupe transversale.

Les figures morphologiques *dérivées* apparaissent comme étant soit des subdivisions de détail des figures élémentaires (on retrouve ici un critère d'ordre dimensionnel), soit le plus souvent, des accidents localisés au sein de ces dernières. L'origine des figures dérivées est à rechercher dans la prépondérance locale d'un facteur, biotique ou abiotique.

Processus de formation des figures morphologiques

Les phénomènes présidant à la mise en place des figures morphologiques récifales sont de nature diverse. Les trois plus importants sont les phénomènes biologique, sédimentaire et hydrodynamique, dont les actions peuvent jouer indépendamment, ou interférer en se complétant ou se contrariant.

Phénomènes Biologiques

Parmi les phénomènes biologiques pouvant donner naissance à des figures morphologiques nous signalerons :

- les actions de bioconstruction, dues essentiellement aux organismes sécréteurs de calcaire, au premier rang desquels on doit citer les Scléractiniaires et les Algues Corallinacées. D'un point de vue structural, la bioconstruction est, bien entendu, fondamentale en milieu corallien. Elle demeure très importante dans la détermination des formes du relief à la surface des récifs;

- la rétention de sédiment par les organismes marins, animaux ou végétaux, qui est à l'origine de figures telles que les banquettes de rétention, par exemple;

- les actions de fouissage et rejet de sédiment en surface par certains endobiontes (aboutissant à la formation de champs de tumuli et d'entonnoirs).

Phénomènes sédimentaires

Les phénomènes sédimentaires participent à la genèse des figures morphologiques liées au transport ou au dépôt de matériaux d'origine bioclastique, mais parfois aussi terrigène.

- Figures morphologiques liées au transport des sédiments. Exemple : trainées sédimentaires,

- Figures morphologiques dues à des dépôts de sédiments pas ou peu remaniés. Exemple : accumulation sableuse et bancs de sable,

- Figures morphologiques liées à des dépôts constamment remaniés. Exemple : dunes hydrauliques et cayes submersibles.

Phénomènes hydrodynamiques

Les phénomènes hydrodynamiques jouant un rôle dans l'élaboration des figures morphologiques sont avant tout les influences rhéologiques, et tout particulièrement les actions érosives. De tels phénomènes sont à l'origine de figures morphologiques telles que rainures, tranchées, déversoirs, cuvettes de l'herbier, chenaux de l'herbier.

Evolution dans le temps des figures morphologiques

Nous avons signalé précédemment que les limites entre les divers peuplements n'étaient pas immuables ; ces variations sont liées aux processus d'évolution des figures morphologiques élémentaires, processus qui font souvent entrer en jeu un ou plusieurs couples de facteurs antagonistes (par exemple, bioconstruction et destruction soit par action mécanique, soit par action biologique) ou qui, au contraire, sont étroitement liés à l'action d'un facteur du milieu bien déterminé (transport par les courants, par exemple). Deux types principaux d'évolution des

figures morphologiques peuvent être observés :

- évolution continue,
- évolution cyclique plus ou moins régulière.

Evolution continue

L'un des principaux exemples d'évolution continue que l'on peut citer se rapporte aux modifications consécutives à la transgression des apports terrigènes par les fleuves, et notamment par le Fiherenana : dans le lagon, l'étude des thanatocoenoses (PICARD, 1967 ; GUERIN-ANCEY, 1970), montre qu'il s'agit d'un envasement, sans doute lent, mais régulier, progressant du Nord vers le Sud. Sur le Platier de la région de Songeritelo, on note par contre un ensablement gagnant vers le Nord.

Les figures morphologiques liées aux actions de transfert des sédiments (trainées sédimentaires, petites trainées sédimentaires) présentent aussi une évolution continue qui se caractérise par une migration régulière d'accumulations de matériaux organogènes, depuis la levée détrique (ou son équivalent) jusqu'au bord du lagon.

Evolution Cyclique

Les processus d'évolution cyclique, régulière ou non, affectent essentiellement les milieux sédimentaires. Ils se matérialisent par des modifications de forme ou des déplacements, autour d'un état moyen (ou position d'équilibre), qui peuvent être d'amplitude et de périodicité très variable *. Les accumulations de type "dune hydraulique", par

* La période paraît être d'autant plus longue que le rang dans la classification est élevé.

exemple, sont remaniées sur place, à chaque marée ; les variations dans l'extension de dépôts tels que l'accumulation sableuse ou la levée détritique ne sont perceptibles qu'à l'échelle d'une dizaine d'années. De plus, pour une même figure morphologique, on peut observer en un même lieu, la superposition de variations d'amplitudes et de périodes très différentes. Si l'on reprend l'exemple des dunes hydrauliques que nous venons de citer, aux remaniements bi-quotidiens n'affectant guère la hauteur de ces dunes, s'ajoute une variation d'une amplitude de 1 à 1,5 m. et de 3 à 4 années de période : ainsi, à une série d'années pendant lesquelles une dune donnée sera très développée (allant jusqu'à émerger avant la mi-marée) succèdera une série d'années de démaigrissement et de "petite dune". Bien entendu, chaque figure morphologique d'un même édifice corallien évolue indépendamment.

Ces modifications à caractère cyclique plus ou moins accusé sont à mettre en relation avec les oscillations du régime hydrologique ou météorologique autour d'un état moyen.

Des phénomènes d'intensité exceptionnelle, tels que les cyclones (dont on notera toutefois qu'ils se répètent assez régulièrement) peuvent perturber localement et momentanément la séquence évolutive morphologique normale. Ils sont en particulier, capables en quelques heures, de provoquer la destruction totale, ou au contraire l'apparition, d'un certain nombre de figure morphologiques, élémentaires ou dérivées.

Le tableau IV présente une classification hiérarchisée des formes du relief des récifs coralliens. Il indique les relations de subordination et de correspondance existant entre les caractères physiographiques fondamentaux, primaires et secondaires et les figures morphologiques élémentaires et dérivées. Sur ce même tableau sont signalés les principaux processus de formation des figures morphologiques que nous venons d'énumérer.

Elements Physiographiques

Figures Morphologiques

fondamentaux	primaires	secondaires	élémentaires		dérivés
(1) RECIF CORALLIEN		(3) PENTE EXTERNE	(10)Dalle corallienne		Tombant profond Cuvettes sédimentaires Cuvettes à rhodolithes (11)Massifs coralliens
					(3) Accumulation sédimentaire de la partie inférieure de la zone éperons-sillons
			(4) Zone éperons-sillons		(5) Eperons majeurs/sillons majeurs (6) Verrous des sillons (7) Tunnel récifal (8) Boyau obscur récifal
	(2) FRONT RECIFAL	(22) CRIQUE EXTERNE			
	PLATIER RECIFAL	(13) PLATIER EXTERNE	(14)Plateforme supérieure des éperons		(17)Cheminées, trous souffleurs & fissures (20)Vasques témoins
			(15)Ensellement externe		(17)Cheminées, trous souffleurs & fissures (20)Vasques témoins (18)Rainures (19)Tranchées
			(16)Glacis récifal		(19)Tranchées
		(23) LEVEE DETRITIQUE	En Dômes:	En rempart	(29)Déversoirs de la levée détritique
			(24)Dôme	Rempart de blocs (30)	
			(25)Queue de gravelle	Nappe de gravelle (31)	
		(33) PLATIER INTERNE	(26)Couloir de marée	Flaque résiduelle (32)	
			(27)Digue filtrante		
			(28)Mare résiduelle		
			(34)Platier compact		
			(35)Platier à alignements coralliens et couloirs sableux		(39)Cuvettes d'obturation
		(36)Platier à éléments dispersés			
		(37)Platier à Microatolls		(38)Microatolls	
		(40)Dépression médiane			
		ACCUMULATION SEDIMENTAIRE	(42)Accumulation sableuse et bancs de sables		(50)Déversoirs de l'accumulation (44)Banquettes de rétention (43)Champs de tumuli et d'entonnoirs
			(41)Herbiers de Phanérogames		(45)Cuvettes de l'herbier (46)Banquettes d'érosion de l'herbier (47)Chenaux de l'herbier (48)Mares de l'herbier (43)Champs de tumuli et d'entonnoirs

(1) RECIF CORALLIEN	ACCUMULATION SEDIMENTAIRE		Sédiments remaniés sur place: (50)Caye submersible ----- (51)Caye émergée -----	
			Sédiments en transit: (52)Trainée sédimentaire ----- (53)Petite trainée sédimentaire -----	
		(57) VASQUES ET LAGONS ENCLAVES		
		(61) PENTE INTERNE	(59)Collecteur de platier (60)Déversoir de l'accumulation sableuse	
	(62) L A G O N		Dépôts sédimentaires	(43)Champs de tumuli et d'entonnoirs
			Formations coralliennes	(41)Massifs coralliens (63)Pâtés coralliens (65)Pinacles (67)Knolls (68)Zone de massifs, knolls ou pâtés
			(64)Ilot corallien et récif de lagon	
			(66)Banc corallien	
	P A S S E			

TABLE IV.

Classification des éléments morphologiques et physiographiques.

Les nombres entre parenthèses se rapportent au système de numérotation de Clausade et al. (1971)

TEMPERATURES

Des données concernant l'hydrologie des eaux côtières de la région de Tuléar ont été publiées par TRAVERS et TRAVERS (1965), MAESTRINI et PIZARRO (1966) et GAUDY (1973). Les observations ayant donné lieu aux deux premières publications citées sont limitées dans le temps et ne portent que sur la fin de la saison fraîche australe. GAUDY, par contre, a effectué des observations à intervalles réguliers d'Octobre 1963 à Mai 1965. Les résultats obtenus par ces divers auteurs demeurent difficilement comparables, en raison de la disparité des profondeurs d'observation (surface exceptée).

Notre propos n'est pas de présenter ici une synthèse de ces observations hydrologiques. Nous avons seulement essayé de dégager les principales caractéristiques du régime des températures en tant que facteur de l'environnement des peuplements récifaux.

Températures en mer ouverte et dans le lagon

Variations dans le temps (évolution annuelle)

Lagon

Données utilisées : GAUDY (1973). Stations

A	$\Phi = 23^{\circ} 20',9 \text{ S}$	Profondeur 20 m
	$G = 43^{\circ} 37,4 \text{ E}$	
B	$\Phi = 23^{\circ} 22,9 \text{ S}$	Profondeur 10 m
	$G = 43^{\circ} 39,4 \text{ E}$	

Les moyennes mensuelles des températures de surface aux points A et B ont été calculées d'après les résultats des observations de GAUDY et figurent dans le tableau n° V.

TABLEAU N° V

Moyennes mensuelles des températures de surface aux
points A et B

Mois	A	B
Octobre 1963	24,31	24,60
Novembre	26,40	--
Décembre	27,35	27,90
Janvier 1964	27,88	28,62
Février	29,24	29,60
Mars	27,25	26,93
Avril	24,22	24,80
Mai	23,30	23,16
Juin	23,55	24,10
Juillet	22,18	21,83
Août	22,27	21,96
Septembre	22,99	23,02
Octobre	25,44	25,72
Novembre	26,26	26,88
Décembre	26,60	26,95
Janvier 1965	27,96	28,11
Février	28,55	28,70
Mars	27,68	27,31
Avril	26,01	25,60
Mai	22,97	23,10

(Températures en °C)

Les valeurs caractéristiques des températures de surface aux points A et B sont les suivantes:

	<div>A</div>	<div>B</div>
Maximum absolu	30,02 (20 fév. 1964)	30,25 (20 Fév. 1964)
Minimum absolu	22,05 (15 Juil ^t 1964)	21,45 (15 Juil ^t 1964)
	(et 18 Août)	
Maximum mensuel	29,24 (Fév. 1964)	29,60 (Fév. 1964)
Minimum mensuel	22,18 (Juil ^t 1964)	21,83 (Juil ^t 1964)
Moyenne des valeurs mensuelles		
- (Oct. 1963-Sept. 1964)	25,07	25,13
- (Juin 1964-Mai 1965)	25,20	25,27
Ecart des Moyennes mensuelles	7,06	7,77
Moyenne Annuelle	25,08	24,84
Ecart des extrêmes absolus	7,97	8,80

Mer ouverte (au large des récifs)

Les seules données sur l'évolution annuelle des températures en mer ouverte dont nous disposons sont celles qui concernent la station N de GAUDY, de coordonnées

$$\varphi = 23^{\circ} 20,3' \quad \text{S}$$

$$G = 43^{\circ} 33' \quad \text{E}$$

La station S

$$\varphi = 23^{\circ} 33,3 \quad \text{S}$$

$$G = 43^{\circ} 41 \quad \text{E}$$

doit être écartée en raison de sa position particulière, en face de l'embouchure de l'Onilahy et au-dessus du canyon de Saint Augustin.

Les résultats relatifs à la station N (températures en surface et à la profondeur de 100 m.) figurent dans le tableau VI ci-dessous.

TABLEAU N° VI

Températures mensuelles à la station N
(profondeur 0 et 100 m.)

Mois	Surface	100 m.
Octobre 1963	24,95 °C	21,76 °C
Novembre	25,20	22,62
Décembre	26,30	21,82
Janvier 1964	28,80	23,12
Février	30,00	24,61
Mars	27,15	22,07
Avril	-----	-----
Mai	24,55	20,75
Juin	24,25	22,63
Juillet	23,00	21,83
Août	23,05	22,18
Septembre	23,92	22,30

De ce tableau on peut déduire les valeurs caractéristiques suivantes :

Maximum mensuel (Fév. 1964)	30,00 °C	24,61 °C
Minimum mensuel (Juillet)	23,00	20,75
Moyennes valeurs mensuelles	25,56	22,33
Ecart des valeurs mensuelles	7,00	3,86

L'ensemble des résultats qui précèdent montre que les températures de surface (aussi bien en mer ouverte que dans le lagon) évoluent régulièrement au cours de l'année, autour d'une valeur moyenne légèrement supérieure à 25° C. Le maximum (voisin de 30°) est atteint en Février et le minimum (23° en mer ouverte, un peu moins de 22° dans le lagon) en Juillet.

De façon schématique, on peut donc admettre une alternance régulière d'une saison "chaude" (températures supérieures à $25,5^{\circ}$ C) d'Octobre à Mars et d'une saison "fraîche" (Avril à Septembre), la variation de température aux intersaisons s'effectuant toutefois de façon graduelle et non pas brutale.

Le régime des températures de surface à Tuléar est donc tout à fait favorable à la vie des Scléractiniaires hermatypiques et les températures extrêmes observées demeurent elles-mêmes largement compatibles avec les exigences écologiques de ces derniers. L'écart annuel de températures (légèrement supérieur à 7°) peut cependant paraître un peu trop important à Tuléar, alors que l'on admet couramment que les récifs coralliens ne sont bien développés que lorsqu'il ne dépasse pas 4 à 5° C. Cette dernière valeur, fréquemment citée dans la littérature est le plus souvent tirée des cartes générales de distribution des températures de surface dans les océans. Elle se rapporte donc plutôt aux eaux océaniques au large des récifs, qu'aux eaux néritiques baignant les formations coralliennes (et pour lesquelles, il faut bien le reconnaître, on manque encore de données). D'après ces mêmes cartes générales, l'écart annuel de température est, pour Tuléar de 4° (mini. $22,5$ - max. $26,5$) ; cette valeur est identique à celle que l'on observe, par exemple, sur la côte orientale de l'Australie, au niveau du tropique du Capricorne.

Les températures mesurées à la profondeur de 100 m. au point N, montrent une évolution annuelle comparable, dans ses grandes lignes, à celle des températures de surface, quoique moins régulière (maximum en février 24°61, minimum en juillet 20°71, écart annuel 3°86).

Ces valeurs demeurent encore largement dans les limites de tolérance admises par les Scléractiniaires hermatypiques. Ce n'est donc pas le gradient vertical de température qui limite l'extension en profondeur des formations récifales, lesquelles, à Tuléar, ne semblent pas descendre en dessous de 50 m.

Variations géographiques

Lagon

Les données empruntées à TRAVERS et TRAVERS (1965) que nous avons utilisées, concernent la période hivernale (fin d'hiver austral). Ces auteurs ont effectué cinq stations échelonnées du Nord au Sud dans le chenal de Tuléar, les deux plus septentrionales étant occupées le 27 Août 1962, les trois autres deux jours plus tard.

Les résultats relatifs à ces stations sont les suivants :

Stations	Rb n° 10	Ra n° 11	n° 12	n° 13	n° 14
Températures					
de surface	24,14	24,51	24,31	24,27	24,80
Dates	27 Août 1962	27 Août	29 Août	29 Août	29 Août

(La légère augmentation de température observée à la station n° 14 la plus méridionale de toutes, n'est probablement pas significative).

D'autre part, si l'on se réfère aux deux stations A et B de GAUDY, situées toutes les deux dans le lagon, on constate que les températures de surface en B sont légèrement supérieures à celles de A (deux à trois

1/10° C) en saison chaude, légèrement inférieures en saison fraîche (la station B se trouve en eaux un peu plus abritées que la station A, cette dernière étant relativement proche de la passe Nord).

Nous concluerons en constatant qu'à une période donnée, il n'y a pas de différences notables dans les températures de surface d'un point à l'autre du lagon.

Il convient toutefois, de remarquer que les zones les plus abritées (partie centrale) présentent un écart annuel légèrement plus important que les zones voisines des passes Nord et Sud. Cette relative homogénéité des températures des eaux du lagon ne doit pas surprendre : l'amplitude du marnage (3 m. en vives eaux) comparée à la profondeur moyenne du lagon (environ 10 m.) et l'intensité des courants de marées attestent l'importance des échanges avec l'extérieur et suffisent à prouver que le lagon récifal de Tuléar n'est nullement un milieu confiné de type "lagune côtière".

Mer ouverte

Nous utiliserons à nouveau les données de TRAVERS et TRAVERS, relatives à trois stations situées à l'extérieur des récifs et qui furent effectuées entre le 03-09-1962 et le 07-09-1962, donc, en fin de période hivernale.

Stations	L 17	18	19
Températures de surface	24,30° C	24,31° C	24,36° C
Températures 10 m.	24,30	24,23	-
Températures 60 m.	23,98	-	23,20
Dates	03-09- 1962	05-09-1962	07-09-1962

L'homogénéité des températures de surface est tout à fait remarquable, surtout si l'on tient compte du fait que les stations L17 et 19 sont distantes de 2,75 milles marins.

L'homothermie est encore très bonne à la profondeur de 10 m. puisque l'écart entre les stations L 17 et 19 est inférieur à 1/10 de degré.

On peut donc conclure à l'uniformité de la température des eaux de la région de Tuléar baignant les récifs, à une période donnée. Cette conclusion n'est d'ailleurs valable que dans ce cadre strictement régional. Il semble bien, en particulier, que l'on assiste à une chute relativement rapide des températures à partir de l'estuaire de L'Onilahy, lorsque l'on se dirige vers le Sud.

Températures sur les platiers récifaux

La température des eaux sur les platiers récifaux n'est significativement différente de celle de la mer ouverte ou des lagons que pendant des périodes assez brèves, correspondant aux basses mers de vives eaux. Pendant ces périodes, les platiers récifaux assèchent presque complètement à l'exception de quelques dépressions, mares, cuvettes ou flaques.

Le faible volume d'eau retenu dans celles-ci, et surtout la faible épaisseur de ces nappes résiduelles autorise un échauffement important dû au rayonnement solaire. Celui-ci est d'autant plus important d'ailleurs que les B.M.V.E. se produisent aux environs de midi. L'amplitude de ce phénomène est surtout notable en saison chaude puisque, en Novembre et Décembre 1961, par exemple, des températures de 41° C ont été relevées dans les flaques du platier. De telles températures sont largement léthales pour un grand nombre d'espèces soumises pendant quelques heures seulement à ces conditions. Il y est d'ailleurs fréquent d'observer en fin de période de vive-eau un blanchiment des feuilles de *Phanerogames* ou des thalles d'Algues, blanchiment traduisant une dépigmentation sous l'action de trop fortes températures, ainsi que, sans doute par défaut de filtration des U.V.

Les données que nous possédons sont actuellement trop fragmentaires pour permettre d'apprécier l'importance exacte de ce phénomène d'échauffement des eaux sur l'ensemble du platier. Les travaux en cours de VASSEUR et JAUBERT permettront de combler cette lacune.

SALINITES

Les données concernant les salinités sont essentiellement empruntées à GAUDY (1973). Celles-ci sont toutefois moins nombreuses que les observations de température. Cette insuffisance du nombre de données ne nous a pas permis d'envisager la distribution horizontale des salinités à une période donnée (variations géographiques).

Salinités dans le lagon

(données utilisées : GAUDY, Station A).

Les moyennes mensuelles des salinités de surface au point A ont été calculées d'après les résultats des dosages de GAUDY, et figurent dans le tableau VII.

TABLEAU N° VII

Moyenne mensuelle des salinités de surface
au point A

Mois	Salinités
Octobre 1963	35,47 ‰
Novembre	35,29
Décembre	34,89
Janvier 1964	35,40
Février	34,24
Mars	35,22
Avril	
Mai	35,28
Juin	35,43
Juillet	35,48
Août	35,27
Septembre	34,96
Octobre	34,92
Novembre	34,98
Décembre	35,04
Janvier 1965	34,19
Février	34,65
Mars	34,74
Avril	34,69
Mai	35,04

Les valeurs caractéristiques des salinités de surface, au point A, sont les suivantes :

Maximum absolu :	35,54 (03 Octobre 1963),
Minimum absolu :	32,85 (28 Janvier 1965),
Maximum mensuel :	35,48 (Juillet 1964),
Minimum mensuel :	34,19 (Janvier 1965),

Moyenne des va-

leurs mensuelles:

Octobre 1963 - Septembre 1964 :	35,17
---------------------------------	-------

Juin 1964 - Mai 1965 :	34,95
------------------------	-------

Moyenne annuelle:

Ecart des moyennes mensuelles :	1,29 ‰.
---------------------------------	---------

Ecart des extrêmes absolus :	2,69 ‰.
------------------------------	---------

La courbe obtenue à partir des données du tableau N° VII (voir Fig. n° 18) montre une variation relativement régulière des salinités si l'on excepte la valeur anormale et accidentelle de Janvier 1964. On peut, comme pour les températures, mais de façon moins nette que pour celles-ci, distinguer pour les salinités deux périodes : une période de salinités relativement faibles (généralement inférieures à 35‰) correspondant à la saison chaude, et une période de salinités relativement élevées ($S \text{ ‰} > 35,25$). Les deux minima de Février 1964 et Janvier 1965 sont liés de toute évidence, aux maxima des crues des fleuves et aux moments des plus fortes pluies estivales. Il convient de noter que ces minima de salinités demeurent très relatifs : 34,24 ‰ en Février 1964 et 34,19 ‰ en Janvier 1965 (les minima absolus de chacun de ces deux mois sont respectivement de 32,92 ‰ et 32,85 ‰). Ceci peut d'ailleurs s'expliquer par la rareté relative des pluies à Tuléar (moins de 250 mm par an). On doit en conclure que les fortes dessalures observées parfois en période de crues des fleuves ou de fortes pluies demeurent très localisées dans le temps et dans l'espace. Sauf circonstances exceptionnelles, elles n'affectent pas, de façon globale, la vitalité des organismes constructeurs de récifs dans la région.

Salinités à l'extérieur des récifs

(données utilisées : GAUDY, Station N)

Les valeurs des salinités mesurées mensuellement à la station N, d'Octobre 1963 à Octobre 1964, aux profondeurs de 0 m. (surface) et de 100 m. figurent dans le tableau n° VII.

TABLEAU N° VIII

Salinités mensuelles, à la Station N (profondeurs
0 et 100 m.)

Mois	Salinité	
	Surface	100 m.
Octobre 1963	35,19 ‰	35,78 ‰
Novembre	35,05	35,10
Décembre	35,15	35,10
Janvier 1964	35,01	35,04
Février	34,15	35,00
Mars	35,12	35,02
Avril	-	-
Mai	35,49	-
Juin	-	-
Juillet	35,33	35,35
Août	35,09	-
Septembre	-	-
Octobre	34,79	34,44

De ce tableau, on peut déduire les valeurs caractéristiques suivantes :

	Surface	100 m.
Maximum mensuel	35,49 (Mai 1964)	35,78 (Oct. 1964)
Minimum mensuel	34,15 (Fév. 1964)	34,44 (Oct. 1964)
Moyenne annuelle	35,06 ‰	35,19 ‰
Ecart annuel	1,34 ‰	1,34 ‰

Les courbes obtenues à partir des données du tableau N° VIII, sont tracées sur la figure N° 18 b et permettent de juger de l'évolution, au cours de l'année, de la salinité de l'eau de mer à l'extérieur des récifs.

Compte tenu de l'absence de données pour un certain nombre de mois, on peut considérer que, comme dans le lagon, les salinités de l'eau de mer à l'extérieur du récif sont maximales pendant la période fraîche (qui correspond également à la saison sèche) et minimales pendant la période chaude (correspondant à la saison humide). Le très net minimum de salinité observé dans le lagon en Février 1964 ($S = 34,24$ ‰) se retrouve également au large des récifs ($S = 34,15$ ‰, au point N, en surface). Il s'agit là encore d'une nappe d'eau relativement peu salée, liée à de fortes pluies ou à une crue du fleuve Fiherenana, et s'écoulant en surface (la salinité à la profondeur de 100 m., n'accuse pas de minimum marqué à cette même période).

En conclusion, la salinité des eaux baignant les récifs coralliens de la région de Tuléar, qu'il s'agisse des eaux du lagon ou des eaux à l'extérieur des formations récifales, est, en moyenne, très voisine de celle des eaux océaniques de l'Océan Indien aux latitudes correspondantes ($35,15$ ‰ pour $\phi = 20^\circ$ S, $35,45$ ‰ pour $\phi = 25^\circ$ S).

Il existe une variation saisonnière se traduisant par une légère chute de la salinité pendant la saison humide. Cette dessalure relative demeure trop faible dans l'ensemble, pour pouvoir réduire la vitalité des organismes constructeurs, sauf accidentellement et de façon très localisée.

Beaucoup plus préjudiciable à la vitalité des coraux est l'influence de la teneur élevée des eaux dessalées en particules minérales en suspension, que celles-ci proviennent soit du ruissellement pendant les pluies, soit surtout des crues des fleuves. En effet, outre son action sur la pénétration de la lumière, une teneur élevée de particules minérales en suspension ralentit ou même inhibe totalement la croissance des coraux, par saturation des mécanismes ciliaires assurant à la fois le rejet des particules minérales et le renouvellement des particules alimentaires.

LUMIERE

Deux types de mesures ont été réalisées à Tuléar, au voisinage des récifs, pour évaluer les caractéristiques optiques des eaux et la profondeur de pénétration de la lumière solaire :

- Mesures de la profondeur de disparition D d'un disque de Secchi (diamètre 30 cm), par TRAVERS et TRAVERS (1965) et GAUDY (1973).

- Mesures photométriques par MAESTRINI et PIZARRO (1966) qui utilisèrent un photomètre de profondeur de type STEEMAN-NIELSEN.

Profondeur de disparition du disque de Secchi

1/ Lagon

A partir des résultats des mesures hebdomadaires de GAUDY, nous avons calculé les moyennes mensuelles de profondeur de disparition aux points A et B, du disque de Secchi. Ces valeurs figurent sur le tableau N° IX et la figure N° 19 a.

TABLEAU N° IX

Profondeurs (en m.) de disparition du disque de Secchi

	Station A	Station B
Octobre 1963	10	6
Novembre	6	-
Décembre	3,5	2
Janvier 1964	8	5,5
Février	3	3
Mars	6	4,5
Avril	10,5	4,5
Mai	7	4,5
Juin	12	6
Juillet	11	7
Août	7,5	6
Septembre	11	7
Octobre	7	5
Novembre	12,5	5
Décembre	7,5	6,5
Janvier 1965	6,5	3
Février	7	5
Mars	10	6
Avril	9	6
Mai	8	7,5

La moyenne annuelle, calculée d'après toutes les observations de GAUDY, est la suivante :

	Station A	Station B
Octobre 1963-Septembre 1964	8,3	5 20
Juin 1964 - Mai 1965	8,8	5,30

Par ailleurs, TRAVERS et TRAVERS ont obtenu en différents points du lagon, les profondeurs de disparition D suivantes (toutes les mesures ont été effectuées en saison fraîche) :

Stations	1	2	5	10	11	12	13	14
D	10,5	12	13	10	7	7	5	6

Stations	15	20	21	28	29
D	10	7	4,5	4,5	5

Moyenne : 8,5 m.

A partir des valeurs moyennes de profondeur de disparition D du disque de Secchi, on peut obtenir une valeur moyenne pour toute la colonne d'eau du coefficient de transmission K, grâce à l'utilisation de la formule de Poole et Atkins

$$KD = 1,7$$

L'application de cette formule donne :

$K = 0,20$ (pour $D = 8,5$ m. TRAVERS et TRAVERS, GAUDY Station A)

$K = 0,32$, pour $D = 5,25$ m (GAUDY, Station B).

L'ensemble de ces observations montre :

- que la turbidité des eaux de lagon est relativement importante,
- que celle-ci varie de façon très irrégulière. Il y a toutefois une légère tendance à une plus grande transparence pendant la période hivernale (qui est celle des maxima de salinité), les eaux relativement claires et salées, venues du large, étant alors prédominantes dans le lagon. De plus, on ne saurait oublier l'influence que peuvent avoir les courants de marées sur la turbidité, spécialement en période de vives eaux, ainsi que l'influence de l'agitation du plan d'eau sous l'action des vents de SW ou WSW, particulièrement forts et fréquents en saison fraîche.

Les résultats des mesures faites au disque de Secchi permettent de calculer l'épaisseur d de la couche euphotique, grâce à la relation :

$$d = 2,5 D$$

proposée par Strickland. On peut donc estimer que la profondeur de compensation se situe, dans le lagon entre 13 (pour $D = 5,25$ m.) et 21,5 m. (pour $D = 8,5$ m.).

Ces valeurs sont nettement supérieures aux profondeurs moyennes auxquelles se situent les fonds du lagon.

La turbidité de l'eau, malgré son importance ne saurait donc rendre qu'imparfaitement compte de la rareté de la vie corallienne que l'on peut observer sur ces derniers.

L'explication de ce phénomène doit plutôt être recherchée dans l'abondance des dépôts sédimentaires, et notamment de particules d'origine fluviatile .

2/ Mer ouverte (extérieur du récif) - Fig. 19 b

Les résultats des mesures de profondeur de disparition du disque de Secchi, effectuées mensuellement par GAUDY (Station N) sont reproduits dans le tableau ci-dessous :

Mois	D (profondeur Secchi en mètres)
Octobre 1963	28
Novembre	22
Décembre	28
Janvier 1964	23
Février	18
Mars	21
Avril	--
Mai	23
Juin	25
Juillet	19
Août	--
Septembre	30

La valeur moyenne 23,5 est très proche de celle (25,4 m.) fournie par la série de mesures effectuées en Août - Septembre 1962, par TRAVERS et TRAVERS, différents points situés à l'extérieur du Grand Récif.

Les valeurs moyennes de K pour toute la colonne d'eau, déduites des résultats précédents grâce à la formule de Poole et Atkins, sont de :

$$K = 0,072 \text{ (pour } D = 23,5 \text{ m.)}$$

et

$$K = 0,066 \text{ (pour } D = 25,4 \text{ m.)}$$

Les eaux qui baignent l'extérieur des récifs sont donc nettement plus claires que celles du lagon, ce qui confirme un fait d'observation courante, avec, là encore, une plus grande transparence en saison fraîche.

A partir de ces données, on peut, en utilisant la formule de Strickland, estimer que la profondeur de compensation se situe, à l'extérieur du récif aux environs de 55 à 60 m.

Photométrie

Les mesures photométriques réalisées par MAESTRINI et PIZARRO (1966) et en particulier le calcul de la variation du coefficient d'extinction en fonction de la profondeur, viennent apporter d'intéressants compléments aux résultats de TRAVERS et TRAVERS, et de GAUDY. En particulier, l'existence d'une nappe superficielle (épaisseur 2 à 5 m.) plus turbide que la couche sous-jacente, a été mise en évidence, aussi bien dans le lagon qu'à l'extérieur du récif. Par ailleurs, les eaux du lagon, situées entre 5 m. et le fond, bien que plus claires que celles de la surface, le sont cependant nettement moins que les eaux de la couche superficielle à l'extérieur du récif.

Les valeurs moyennes du coefficient d'extinction K sont les suivantes :

	Lagon	Extérieur
0 - 5 m.	0,149	0,072
5 - 14 m.	0,108	0,061

Ces valeurs de K sont, pour le lagon, légèrement inférieures à celles qui ont été obtenues en utilisant le disque de Secchi (formule de Poole et Atkins).

Pour les eaux du large, la concordance est parfaite.

Si l'on se réfère aux valeurs de K pour divers types d'eaux marines fournies par STRICKLAND (1958) les eaux du lagon peuvent être considérées comme des eaux côtières de turbidité légèrement supérieure à la moyenne, alors que les caractéristiques optiques des eaux situées à l'extérieur du récif sont intermédiaires entre celles des "eaux côtières de turbidité moyenne" et celles des "eaux océaniques claires".

En ce qui concerne le pourcentage de lumière transmise en fonction de la profondeur (Fig. N° 20), on constate que les 10 % sont atteints à la profondeur de 16 m. (pour la seule lumière verte). Cette valeur est nettement supérieure à la moyenne communément admise, que l'on considère être de 10 % à 10 mètres et de 1,5 % à 50 mètres (PERES 1961, P. 154). Encore doit-on tenir compte du fait que MAESTRINI et PIZARRO ont effectué leur mesure de surface juste au-dessus de l'eau, d'où des pertes par-reflexion, alors que l'on considère habituellement l'éclairement juste en-dessous de la surface.

On peut donc estimer qu'à l'extérieur des récifs, la profondeur correspondant à 1 % de lumière transmise se trouve en dessous de 50 m. valeur qui est en accord avec les résultats des mesures au disque de Secchi.

En conclusion, nous ferons remarquer que la transparence des eaux de la région de Tuléar n'est nullement exceptionnelle, en raison surtout de l'importance du volume du relief continental, ce qui n'empêche d'ailleurs pas les récifs coralliens d'y être parfaitement prospères. Nous avons cru déceler, au cours des dix dernières années, une légère augmentation de la turbidité moyenne des eaux. Les déboisements importants pratiqués dans le bassin du Fiherenana au cours de la décennie écoulée sont fort probablement la cause de cet état de fait. Il n'est bien entendu pas possible actuellement, de préjuger des conséquences à long terme que cette pratique pourrait avoir sur la vitalité des édifices coralliens de la région.

HOULES ET VAGUES

1/ La Houle

On observe de façon quasi-permanente, au cours de l'année, au large des récifs coralliens de Tuléar, une houle d'origine lointaine, présentant des caractères océaniques très nets. Cette grande houle, issue de l'Océan Austral, est largement indépendante des conditions météorologiques locales (le Sud-Ouest de Madagascar et le Sud du Canal de Mozambique présentent, de façon anormale, une situation anticyclonique).

PARAMETRES CARACTERISTIQUES

Les valeurs des principaux paramètres ont été notées à l'extérieur du Grand Récif, en eau profonde (profondeur supérieure à la demi-longueur d'onde).

Période

Les périodes sont comprises entre 5 et 10 secondes, avec un maximum d'observations entre 6 et 8 secondes.

Longueur d'onde

Les longueurs d'onde varient entre 50 et 150 mètres environ, le maximum d'observations se situant entre 50 et 100 mètres. (Sur les photographies aériennes verticales, on mesure des longueurs d'onde de 100-120 mètres, à proximité du Grand Récif). Le tableau n° X ci-dessous indique la relation approximative, établie d'après nos observations, existant entre période et longueur d'onde. A titre de comparaison, nous avons également indiqué, pour chaque valeur de la période, la valeur de la longueur d'onde, calculée pour une houle théorique trochoïdale.

TABLEAU N° X

Période (s)	Longueur d'Onde observée (m)	Longueur d'onde calculée (m) - Houle Trochoïdale
6	50	56
7		77
8	100	100
10	150	156

La correspondance entre valeurs observées et valeurs calculées est donc très bonne, ce qui confirme le caractère océanique de la houle. (On sait en effet, qu'en pratique, les paramètres d'une houle océanique s'écartent peu de ceux d'une houle théorique trochoïdale).

Amplitude

L'amplitude est sans doute le paramètre le plus difficile à évaluer. Par ailleurs, nos observations sont nécessairement incomplètes, puisque toujours effectuées par un relatif beau temps ; elles n'ont donc pas de valeur statistique.

Les amplitudes sont inférieures à 2 m dans un peu plus de 50 % des observations ; le plus fréquemment elles sont comprises entre 1 et 3 m. On doit toutefois noter que des amplitudes supérieures à 3 m. ne sont pas rares, et l'on peut rencontrer des amplitudes de 5 m. ou plus, même en dehors des périodes cycloniques.

Direction

Les houles de type océanique, observées en eau profonde à l'extérieur des récifs viennent d'un secteur compris entre le Sud-Sud-Ouest et l'Ouest.

Le plus souvent, elles sont orientées entre le Sud-Ouest et l'Ouest-Sud-Ouest. Les houles venant franchement de l'Ouest sont rares. Lorsque la profondeur diminue, à proximité des récifs, le sens de propagation, ainsi que les paramètres caractéristiques subissent des modifications liées à la topographie du fond. C'est ainsi que l'on observe des réfractations dans les passes (passe Sud, notamment). Les houles diffractées s'amortissent rapidement à l'intérieur du lagon, qui est, dans sa quasi-totalité, protégé de leur influence.

Dans les zones les plus abritées du lagon l'amplitude des oscillations liées aux houles venant du large demeure toujours inférieure à 0,5 m.

2/ Vents et Vagues

La houle océanique, dont nous venons de préciser ci-dessus les principaux paramètres est établie de façon presque constante à l'extérieur des récifs.

On l'y observe cependant assez rarement à l'état pur en raison de l'influence des vents, lesquels ont pour effet d'altérer plus ou moins profondément ses caractéristiques propres.

Le régime des vents à Tuléar est clairement défini par les données du tableau XI et des figures n° 21 a et n° 21 b.

TABLEAU N° XI

Vitesse des vents, au sol, en pourcentage et
par secteur

03 h locales	6-25 km/h	25-50 km/h	50-75 km/h
N	2,7		
NE	16,2		
E	22,9	0,3	0,8
SE	1,9	0,7	0,8
S	1,9	0,7	
SW	0,5		
W	0,4		
NW	0,5		
Calme	26,8		
13 h 30 locales			
N	0,9	0,3	
NE	0,8	0,08	
E	1,3		
SE	2,6	1,1	
S	5,7	5,14	0,49
SW	22,4	17,7	1,2
W	30,2	3,8	
NW	4,3	1,9	
Calme	0,1		

On notera que le Sud-Ouest de Madagascar se trouve en dehors des zones d'influence de la mousson, et que cette région est, d'autre part, protégée des alizés du Sud-Est par les reliefs continentaux.

Les vents dominants soufflent du Sud-Ouest, en toutes saisons. Ils sont plus particulièrement violents pendant l'hiver austral, et surtout l'après-midi, période pendant laquelle ils se renforcent par effet de brise thermique. On remarquera que les directions du vent dominant (SW) et de la houle (SW à WSW) sont très voisines, et même assez souvent confondues.

A l'extérieur de ces récifs, les effets des vagues s'ajoutent à ceux de la houle. Dans les lagons, les vents du Sud Ouest soulèvent une mer très agitée, avec des vagues courtes, fortement cambrées, rendant la navigation difficile pour les pirogues et les petites embarcations. Une telle situation peut se rencontrer en permanence pendant plusieurs jours, voire même plusieurs semaines consécutives durant l'hiver austral, avec, ainsi que nous venons de le signaler, un renforcement du vent chaque après-midi. Pendant l'été austral les périodes de calme sont plus nombreuses et plus longues. Des vents de secteur Est à Nord-Est peuvent se rencontrer en toutes saisons. Ils sont rarement violents et présentent les caractères d'une brise thermique (brise de terre) qui s'établit vers le milieu de la nuit et souffle jusqu'aux premières heures du jour. En mer, ils ne se font guère sentir à plus de quelques milles des côtes et leur influence, au-delà des récifs, peut être considérée comme négligeable. Cette influence demeure faible dans les lagons, en raison d'une trop courte distance de fetch; tout au plus engendrent-ils un léger clapot à proximité de la pente interne.

Des considérations qui précèdent, on doit conclure que la partie antérieure des récifs coralliens de Tuléar (platier externe et partie supérieure de la pente externe, en particulier) est en mode battu et même très battu. On observe toujours un déferlement, lié à la remontée des fonds -au niveau du front externe. En mortes eaux, et aux pleines mers de vive-eau, un second déferlement se produit sur la partie antérieure de la levée détritique.

On ne doit pas oublier cependant que l'édifice récifal est couvert, à la pleine mer, par une couche d'eau dont l'épaisseur dépasse 3 m. en vive-eau. En raison de l'amortissement rapide de la houle avec la profondeur, amortissement qui concerne aussi bien l'amplitude verticale du mouvement que le déplacement horizontal des particules d'eau, l'agitation moyenne sur le récif externe est moins importante que ce que l'on peut estimer d'après les seules observations effectuées à marée basse.

Il apparaît cependant bien difficile d'en dresser un bilan, en l'absence de toute mesure physique (enregistrement des variations de pression).

3/ Cyclones

La région de Madagascar et du Canal de Mozambique est affectée par le passage de dépressions cycloniques tropicales de l'hémisphère Sud. Ces cyclones se manifestent pendant la saison chaude (été austral), et plus particulièrement en Janvier-Février.

Les trajectoires cycloniques ne traversent qu'exceptionnellement les parages de Tuléar, qui n'est pas pour autant à l'abri de leurs effets dévastateurs. Le passage d'un cyclone, même à plus d'une centaine de milles de distance, se traduit par des pluies et des vents violents, ainsi que par une aggravation brutale de l'état de la mer. L'amplitude et la direction de la houle engendrée par les cyclones sont essentiellement variables et dépendent de la configuration de leur trajectoire et de la situation de celle-ci par rapport au canal du Mozambique.

MAREE

La marée en mer ouverte et dans le lagon

La marée, à Tuléar, est de type semi-diurne (Fig. n°22), avec deux pleines mers et deux basses mers par période de 24 h 50 m, et avec alternance de périodes de vives eaux et de mortes eaux par révolution synodique). Les données fournies par le Service Hydrographique et Océanographique de la Marine permettent d'indiquer les principales caractéristiques de la marée à Tuléar. (Les enregistrements marégraphiques effectués au port de Tuléar montrent une très bonne concordance entre les prédictions et la marée observée).

Caractéristiques de la marée

1) Niveau moyen : 2,10 m.

2) Etablissement : V^h_{29} m. Dans la région de Tuléar, l'établissement augmente régulièrement du Sud vers le Nord : il est de V^h en Baie de Saint Augustin, et de VI^h en Baie de Ranobé.

3) Analyse harmonique

- Ondes diurnes et semi-diurnes

Les constantes harmoniques des principales ondes diurnes et semi-diurnes sont les suivantes :

Ondes	Amplitude (cm)	Situation (TU + 3)
M_2	82,4	145,0
S_2	46,7	186,5
N_2	13,5	127,6
K_2	12,8	180,2
K_1	4,5	137,9
O_1	3,0	60,3
P_1	1,5	138,9

On remarque la faiblesse de la marée diurne par rapport à la marée semi-diurne

$$(f = \frac{K_1 + O_1}{M_2 + S_2} = 0,058)$$

et d'autre part l'importance relative de l'onde solaire par rapport à l'onde lunaire $\frac{M_2}{S_2}$ ce dernier phénomène étant caracté-
 $(\frac{M_2}{S_2} = 1,78)$

ristique des marées d'une grande partie de l'Océan Indien.

- Ondes à longues périodes

L'analyse harmonique des enregistrements marégraphiques de Tuléar a révélé que, parmi les ondes à longues périodes, une dizaine d'entre elles possédaient des amplitudes supérieures à 1 cm. C'est le cas, en particulier, de l'onde solaire annuelle S_a dont l'amplitude (13,7 cm) est *supérieure* à celle de l'onde elliptique lunaire N_2 (13,5 cm) et à celle de l'onde semi-diurne luni-solaire K_2 (12,8 cm). On doit également citer MS_m (amplitude 3,2 cm) et S_{sa} (amplitude 2,5 cm).

L'importance relative de certaines ondes à longues périodes rend compte de la plupart des singularités relevées dans le régime des marées de Tuléar et qui sont mentionnées dans l'analyse du phénomène qui figure ci-après.

4) Amplitude moyenne

Vives eaux : 2,4 m (BM = 0,90, PM = 3,3)

Mortes eaux : 0,8m (BM = 1,70, PM = 2,5)

- Les grandes vives eaux

L'amplitude maximale, observée pendant les marées extraordinaires de vives eaux d'équinoxe, est de 3,15 m. Les hauteurs correspondantes de la basse mer et de la pleine mer sont respectivement BM = 0,45 et PM = 3,60.

On constate une légère dissymétrie de ces valeurs par rapport à celle du niveau moyen. Une des conséquences de ce phénomène, fréquent à Tuléar, (et qui s'explique par l'influence des ondes à très longue période) est que la plus grande basse mer et la plus grande pleine mer observables (BM = 0,45 m, PM = 3,75 m) ne se produisent pas au cours d'une même marée, ainsi que le montrent les exemples suivants:

- le 08 Février 1970 : PM = 3,75 BM = 0,70 Amplitude 3,05 m
- le 17 Septembre 1970 : PM = 3,60 BM = 0,45 Amplitude 3,15 m

- Les grandes mortes eaux

L'amplitude minimale de la marée pendant les périodes extraordinaires de mortes eaux est de 0,25 m. La légère dissymétrie par rapport au niveau moyen constatée à propos des grandes vives eaux, entre hauteur de la PM et la hauteur de la BM, se retrouve également en grandes mortes eaux ; ces hauteurs sont en effet, pour les marées d'amplitude minimale BM = 2,00 m PM = 2,25 m.

On doit remarquer aussi que la plus petite basse mer et la plus petite pleine mer observables ne se produisent pas au cours d'une même marée (phénomène identique à celui que nous avons constaté pour les plus grandes basses mers et les plus grandes pleines mers, en vives eaux). Les valeurs extrêmes de BM et PM en grandes mortes eaux sont, en effet, les suivantes :

- le 15 Février 1970 : PM = 2,35 m BM = 2,05 m. Amplitude 0,30 m.
- le 14 Mai 1970 : PM = 2,10 m BM = 1,65 m. Amplitude 0,45 m.

(Il est à noter que la hauteur de la PM du 14 Mai 1970 est identique à celle du niveau moyen, ce qui est évidemment un cas limite).

TABLEAU N° XII

Hauteurs des PM et des BM pour différents cas particuliers des Vives eaux et de mortes eaux

PM	Plus grandes vives eaux	:	3,75 m
	Plus petites vives eaux	:	3,15 m
	Plus petites mortes eaux	:	2,75 m
	Plus grandes mortes eaux	:	2,10 m
BM	Plus grandes vives eaux	:	0,45 m
	Plus petites vives eaux	:	1,05 m
	Plus petites mortes eaux	:	1,45 m
	Plus grandes mortes eaux	:	2,05 m

TABLEAU N° XIII

Variations des hauteurs des pleines mers et des basses mers entre les périodes de grandes vives eaux et mortes eaux, et de petites vives eaux et mortes eaux.

	Ecart des PM (en M)	Ecart des BM (en M)
GVE - GME	1,65	1,60
PVE - PME	0,40	0,40

L'importance des vives eaux ou des mortes eaux successives ne varie pas de façon régulière, ainsi que le montrent les figures n° 23 et n° 24. En période équinoxiale, cependant, on observe de façon à peu près constante une alternance d'une très grande vive eau et d'une vive eau moins importante. Pendant ces mêmes périodes équinoxiales, la marée présente une légère inégalité diurne au moment du revif de la moins importante des deux vives eaux d'une même révolution synodique.

Cette inégalité affecte surtout la pleine mer, celle du matin étant moins importante que celle du soir précédent. Au cours des périodes solsticiales au contraire, elle se produit pendant les moments de déchet. Cette inégalité demeure faible ; son amplitude est du même ordre que celle des variations accidentelles du niveau de la mer sous l'action de facteurs météorologiques (vents, pression atmosphérique).

Durée du flot et du jusant

La durée du flot et du jusant oscille en moyenne autour de 6 h 12 m. De façon générale, et surtout pendant les périodes équinoxiales, le temps de montée ou de baissée diminue légèrement en vives eaux : la durée minimale du flot est alors de 5 h 59 m. et l'intervalle de temps séparant deux pleines mers consécutives peut se réduire à 12 h 06 m.

Pendant les mortes eaux, au contraire, la durée du jusant mais surtout celle du flot augmentent, et peuvent même dépasser 7 h. au moment de la pleine morte eau (jusqu'à 7 h 48 m. pour le flot) l'intervalle de temps séparant deux basses mers consécutives peut alors atteindre 14 h 39 m. Ce phénomène, comme le précédent, est surtout sensible pendant les périodes équinoxiales, des exceptions notables demeurant toujours possibles (exemple du 14 Avril 1970, où le flot n'a duré que 5 h 49 m.).

La marée sur les récifs coralliens

Nous avons indiqué que l'amplitude de la marée à Tuléar pouvait dépasser 3 m. en **vives eaux**. Des marnages de cet ordre sont observés sur presque toute la côte Ouest de Madagascar, dans l'Archipel des Comores, à Aldabra et sur la côte Est Africaine de Pemba (5° S) jusqu'aux environs de la Baie Delagoa (26° S). Des marées de cette importance sont cependant relativement rares sur les côtes bordées de récifs coralliens. Dans l'Océan Indien, on ne retrouve comme autre exemple que les zones récifales de la côte Sud Ouest du Golfe Persique et l'Archipel Mergui dans lequel la marée est d'ailleurs de type diurne. Dans l'Océan Pacifique, la seule région corallienne présentant des marnages importants, en dehors de quelques points très localisés de l'Archipel Indo-Malais, est la côte Nord-Ouest de l'Australie (Grande Barrière).

Une conséquence importante de la forte amplitude des marées dans la région de Tuléar, réside dans le fait que pendant les périodes de vives eaux, le platier récifal et le haut des pentes émergent à chaque basse-mer.

C'est donc la résistance plus ou moins grande à l'émersion des organismes récifaux sécréteurs de calcaire qui conditionne le niveau atteint par l'édifice récifal, donc sa limite supérieure dans le système d'étagement. La durée d'émersion en vive eau d'une région donnée du récif dépend de sa hauteur au-dessus du niveau des basses mers successives. Nous avons calculé, à l'aide des tables du Service Hydrographique la durée d'émersion pour des hauteurs de 0,8 m, 0,95 m et 1,10 m au-dessus de zéro, correspondant respectivement au niveau du rebord du platier externe, au niveau de la base de la levée détritique, et à celui du sommet de l'accumulation sableuse. Les calculs ont été faits en se basant sur une période de deux ans (années 1970 et 1971). Les résultats sont donnés en durée d'émersion *par mois* (les valeurs journalières sont dénuées de signification, puisque pendant les mortes eaux les récifs restent totalement immergés pendant plusieurs jours consécutifs).

Niveau	Nombre moyen d'émersions	Durée moyenne d'émersion	Durée totale	%
0,8	8,8	1 h 17 m	10 h 24 m	1,4
0,95	17,7	1 h 40 m	29 h 50 m	4,0
1,10	27	2 h 05 m	56 h 20 m	7,6

Il convient de point trop s'illusionner sur l'intérêt pratique de ces résultats. Ils ne peuvent être utilisés, en effet, que pour les zones des récifs communiquant largement avec la mer libre, ou le lagon lorsqu'il existe. On est donc limité au platier externe d'une part, et à la partie postérieure de l'accumulation sableuse (lorsqu'elle n'est pas bordée par un cordon de dunes hydrauliques) d'autre part. De plus, les durées d'émersion indiquées ci-dessus n'ont de sens que lorsque la mer est calme, condition rarement réalisée sur le platier externe, presque toujours balayé par le déferlement des houles.

Du fait de la morphologie particulière du platier de la plupart des récifs de Tuléar, les considérations relatives à la durée d'émersion développées ci-dessus, sont inapplicables au platier à formations construites et à la partie antérieure de l'accumulation sableuse. En effet, il existe sur ces zones, aux basses mers de vive eau, une retenue d'eau épircifale, endiguée entre deux lignes de reliefs sensiblement parallèles au front du récif (levée détritique et accumulation sableuse). Lorsque à marée descendante ces reliefs sont émergés, l'évacuation de l'eau de la retenue épircifale ne se fait plus que par les couloirs de marée et les déversoirs de la levée détritique vers le large, et par les chenaux de l'herbier, vers le lagon. La baissée du niveau de la retenue épircifale est donc très lent; elle accuse un retard important par rapport au niveau de la marée à l'extérieur du récif ou dans le lagon et se poursuit après l'heure de la basse mer.

A marée montante, la retenue épirécifale ne se remplit effectivement que lorsque le flot a submergé la crête de l'accumulation sableuse. En grande vive eau ceci se produit parfois 2 h à 2 h 30 après la basse mer, mais le retard important -plusieurs dizaines de centimètres- de la marée dans la retenue épirécifale est alors rattrapé en quelques minutes ou en une dizaine de minutes au plus.

Les courants de marée

Des marées de l'amplitude de celles de Tuléar ne sont pas sans provoquer l'existence de courants de marées notables dans les zones littorales où la topographie tourmentée et la faible bathymétrie sont dues à la présence de récifs coralliens, plus ou moins proches des côtes.

Dans l'ensemble, la courantologie des zones récifales et prérécifales demeure très mal connue du fait d'un nombre de données très insuffisant, pour les vitesses en particulier.

Les courants de marée dans les lagons

Les courants de marée dans le lagon ont fait l'objet de mesures en trois points A, B, C, dont les coordonnées sont les suivantes :

$$\begin{array}{lcl}
 \text{A} & \left\{ \begin{array}{l} \varphi = 23^{\circ} 22' 15'' \text{ S} \\ \\ G = 43^{\circ} 38' 45'' \text{ E} \end{array} \right. & \\
 \text{B} & \left\{ \begin{array}{l} \varphi = 23^{\circ} 26' 10'' \text{ S} \\ \\ G = 43^{\circ} 41' 10'' \text{ E} \end{array} \right. & \\
 \text{C} & \left\{ \begin{array}{l} \varphi = 23^{\circ} 29' \text{ S} \\ \\ G = 43^{\circ} 41' 46'' \text{ E} \end{array} \right. &
 \end{array}$$

Les résultats de ces mesures figurent sur la carte marine Française n° 4 715. Ceux d'entre eux qui concernent les périodes de vives eaux sont reproduits dans le tableau n° XIV ci-dessous ainsi que sur la figure n° 25

TABLEAU N° XIV

Courants de marée dans le lagon

Heure	A		B		C	
	Direction	Vitesse	Direction	Vitesse	Direction	Vitesse
- 6 (BM)	NNW	0,4	NNE	0,3	NNE	0,4
- 5	Etale	-	NNE	0,7	NNE	0,5
- 4	SE	0,1	NE	1	NNE	0,6
- 3	SE	0,2	NE	0,9	NE	0,6
- 2	SSE	0,5	N	0,6	NE	0,4
- 1	SSE	0,6	Etale	-	Etale	-
0 (PM)	SSE	0,6	SSW	0,3	S	0,4
+ 1	SSE	0,4	SSW	0,9	SSW	0,5
+ 2	Etale	-	SSW	1,1	SSW	0,5
+ 3	NNW	0,2	S	0,9	SSW	0,5
+ 4	NNW	0,2	S	0,4	SSW	0,4
+ 5	NNW	0,4	NW	0,2	SSW	0,2
+ 6 (BM)	NNW	0,5	NNE	0,3	NNE	0,1

Dans le lagon de Tuléar, lequel prend d'ailleurs une morphologie caractéristique de chenal postrécifal, allongé entre le récif et la côte, les courants de marée, de type alternatif, ont une direction sensiblement parallèle à celle de l'axe de ce chenal.

Au voisinage des passes, la direction des courants de marée est évidemment parallèle à l'axe de celles-ci. On observe, comme c'est d'ailleurs le plus souvent le cas pour les courants de marée alternatifs une différence d'heure entre l'étale de niveau et étale de courant.

Dans la partie Nord du lagon, l'étale de jusant se produit 1 heure après la basse mer et l'étale de flot 2 heures après la pleine mer. Dans la partie Sud, l'étale de jusant a lieu environ 1/2 heure avant la basse mer, et l'étale de flot 1 heure avant la pleine mer.

Pendant les périodes de flot (coïncidant avec la plus grande partie de la marée montante) l'eau pénètre dans le lagon par les deux passes Nord et Sud. Pendant les périodes de jusant, au contraire, la sortie de l'eau par ces deux passes entraîne la "vidange" du lagon. On doit noter cependant qu'au voisinage des heures de Pleine Mer et jusqu'à PM + 1, l'eau continue à entrer dans le lagon par la passe Nord alors qu'elle sort par la passe Sud. Aux environs des heures de Basse Mer, on observe la situation inverse.

On constate enfin que l'intensité des courants de marée ne dépasse guère 1 noeud en vives eaux, valeur très modeste eu égard à l'amplitude du marnage. Ce fait tient à deux causes essentielles :

- la masse relativement faible des eaux du lagon,
- sauf aux environs de la Basse Mer, le plan d'eau du lagon peut se maintenir en équilibre avec celui du large, grâce aux très importantes communications existant au-dessus du récif corallien, lequel demeure immergé pendant la plus grande partie d'un cycle de marée.

Courants de marée sur les récifs

En l'absence de toute mesure de vitesse, faute d'un appareillage adéquat, nous ne pouvons donner que quelques indications relatives à la direction des courants de marée sur les édifices récifaux.

Pendant les périodes de mortes eaux, et en vives eaux entre PM - 3 heures et PM + 3 heures environ, les courants ont une direction très proche de celle qu'on observe dans le lagon : dans la partie Nord du Grand Récif, le courant de jusant porte au NW et le courant de flot au SE. Dans la partie Sud du Grand Récif, le courant de jusant porte au S ou au SW, et le courant de flot au NE. Dans la partie médiane du récif, les courants de marée paraissent moins rapides et leur direction est sensiblement Est-Ouest. En morte eau, et par forte houle, le système des courants de marée plus ou moins alternatifs peut être masqué par le mouvement de transfert de l'eau jetée par le déferlement sur le platier. On observe alors, au-dessus du récif, un écoulement constant de l'eau jetée depuis la ligne des brisants jusqu'au lagon dans une direction sensiblement perpendiculaire au front récifal.

En vives eaux, lorsque le récif n'est plus couvert que par une couche d'eau de faible épaisseur, un système de courants très complexes liés à la morphologie de détail, apparaît sur le platier récifal, et notamment sur le platier interne :

A marée descendante, lorsqu'il ne reste plus que quelques décimètres d'eau sur les deux lignes de reliefs que constituent la levée détritique d'une part, et le sommet de l'accumulation sableuse de l'autre, les courants de marée normaux disparaissent. On observe alors (Figure n° 26), dans la partie antérieure du platier un courant en direction du large, par dessus la levée détritique, et, dans la partie postérieure, un courant en direction du lagon, par dessus l'accumulation sableuse et les dunes de bordures. Après l'émersion de la levée détritique, et de l'accumulation sableuse, l'écoulement du platier interne se poursuit dans des sens opposés, mais en étant canalisé dans les déversoirs et les couloirs de marée de la levée détritique (écoulement vers le large) et dans les chenaux de l'herbier (écoulement vers le lagon).

A la marée montante, le sens des courants s'inverse sur le platier jusqu'au moment où levée détritique et accumulation sableuse sont recouvertes par quelques décimètres d'eau. On retrouve alors le régime normal des courants de marée tel que nous l'avons analysé précédemment.

Les courants de marée peuvent être forts, en vives eaux sur le platier récifal, surtout lorsque les écoulements d'eau sont canalisés. Ils jouent un rôle fondamental dans le transport, la distribution et le dépôt des sédiments au sein de l'édifice récifal.

CLIMATOLOGIE

Nous avons indiqué précédemment que les platiers des récifs coralliens de la région de Tuléar émergent régulièrement aux basses mers de vives eaux. Il n'est pas donc inutile de donner un bref aperçu climatique, afin de préciser les conditions de milieu dans lesquelles se trouvent les organismes marins, lorsqu'ils sont émergés.

Températures

Les valeurs caractéristiques des températures de l'air à Tuléar, figurent dans le tableau n° XV.

Le régime des températures se caractérise par l'alternance de deux saisons : une saison chaude de Novembre à Avril (moyenne $26,3^{\circ}$) et une saison fraîche de Mai à Octobre (moyenne $21,9^{\circ}$). Bien que l'écart des moyennes mensuelles soit de $7,2^{\circ}$, la différence entre les extrêmes absolus atteint 36° (climat de type mégathermique). Mais on remarquera surtout l'importance de l'écart diurne, qui est toujours supérieur à 10° et bien souvent atteint et même dépasse 20° , ce qui est considérable.

En saison fraîche, on peut observer, la nuit, des différences de l'ordre de 16 à 18° entre température de l'air et température de l'eau de mer en surface. La chute très rapide de température au moment de l'émersion (basse mer de nuit) est donc considérable et par ailleurs, des températures de l'ordre de 6° sont très mal tolérées par les organismes récifaux qui viennent à émerger, même pendant un laps de temps assez court (EDMONSON, 1928).

TABLEAU N° XV

Températures de l'air à Tuléar

	Maximum absolu	Moyenne maxima	Minimum absolu	Moyenne minima	Amplit.* moy.var.	Moyenne mensuel.
Janvier	40	33,3	13	22	11,3	27,7
Février	42	31,9	12	21,7	10,2	26,8
Mars	40	31,9	13	20,4	11,5	26,2
Avril	39	31,4	10	18	13,4	24,7
Mai	37	28,9	9	16	12,9	22,5
Juin	35	27,1	8	16,1	11	21,6
Juil. ^t	35	27	6,5	14,5	12,5	20,8
Août	35	26,6	6	14,4	12,2	20,5
Septembre	35	28,3	7,5	16,7	12,1	22,3
Octobre	36,5	29,7	10	19,8	11,3	24,1
Novembre	38,5	30,9	12	21,1	10,5	25,7
Décembre	40	32,6	12	22	11,2	27,0

(Les valeurs des températures ont été calculées à partir de données couvrant une période de 16 ans, à l'exception des moyennes mensuelles qui se rapportent à 24 Années d'observations).

* Amplt. moy. var. : Amplitude moyenne de la variation diurne

En saison chaude, au contraire, c'est l'émersion liée à la basse mer de jour qui peut présenter des conditions très défavorables à la vie des organismes récifaux. La différence entre température de l'air et température de l'eau est de l'ordre de 10 à 12°. Là encore, la variation de température au moment de l'émersion est très rapide, et son amplitude est trop grande pour pouvoir être supportées par la plupart des Invertébrés. De plus, à l'action par elle-même létale des fortes températures de l'air, s'ajoute celle de la dessication, d'autant plus intense que le soleil est relativement proche du zénith au moment des basses mers de jour, en vives eaux.

Les deux cas que nous venons d'évoquer ci-dessus, représentent des conditions extrêmes qui ne sont en fait réalisées que quelques jours par an tout au plus.

Pluviométrie

Le tableau N° XVI ci-dessous donne les moyennes mensuelles des précipitations, établies sur une période de vingt ans, et les moyennes mensuelles du degré hygrométrique de l'air, pour une période de cinq ans.

La moyenne annuelle est de 342 mm, pour un nombre de jours de pluies ne dépassant pas 28. On constate que la saison chaude (Novembre à Avril) est aussi la saison humide (279 mm de précipitations), alors que la saison fraîche est beaucoup plus sèche (63 mm de précipitations, soit moins de 20 % du total annuel).

TABLEAU N° XVI

Précipitations et Hygrométrie

	Précipitations	Degré Hygrométrique
Janvier	73,1 mm	71
Février	67,7	71
Mars	46,2	68
Avril	7,3	68
Mai	18,7	66
Juin	11,5	62
Juillet	3,8	65
Août	3,7	64
Septembre	10,2	62
Octobre	15,5	66
Novembre	39,0	64
Décembre	45,7	64

Outre leur rareté, les pluies se caractérisent par une distribution irrégulière au cours de l'année : elles concernent un petit nombre de jours, eux-mêmes regroupés pendant les mois de saison chaude. Ce phénomène contribue à donner au climat de la région, une tendance à l'aridité qui se traduit sur le littoral par l'existence d'une formation végétale très particulière : le bush à xérophytes.

L'influence des précipitations sur les peuplements récifaux exondés pendant les basses mers de vives eaux paraît donc très limitée, pour ne pas dire fortuite.

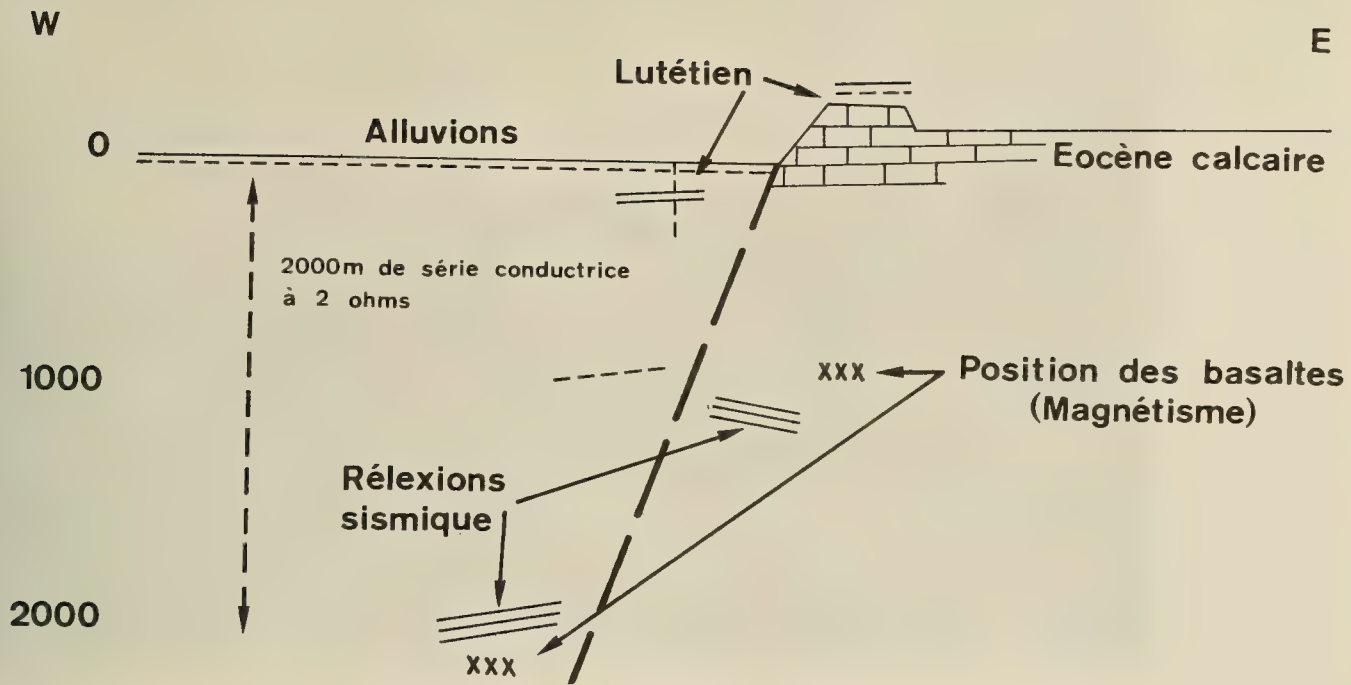


Fig 6 Structure de la région de Tuléar: Hypothèses tectoniques (d'après Cliquet, 1957)

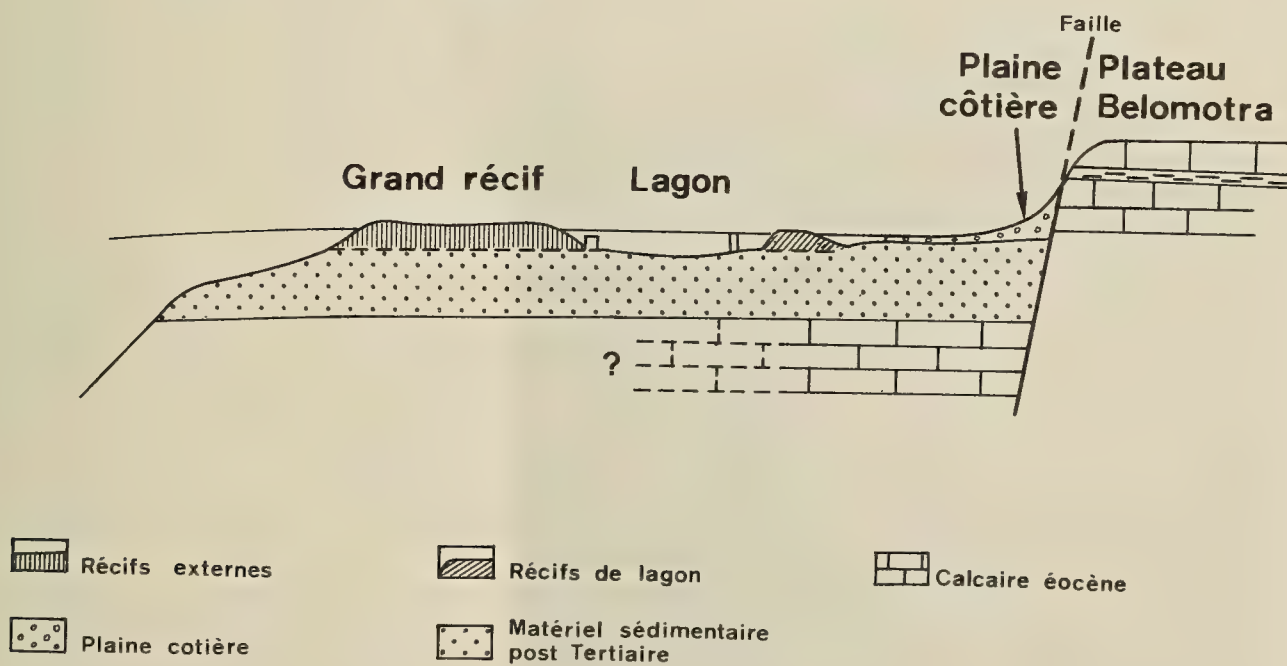


Fig: 7 Coupe géologique schématique de la baie de Tuléar



▲
Fig. 8. Encoche de la partie
externe de la dalle corallienne
(profondeur 52m)



◄ Fig. 9 Champignon-témoin en avant
de la dalle corallienne
(profondeur 53m)

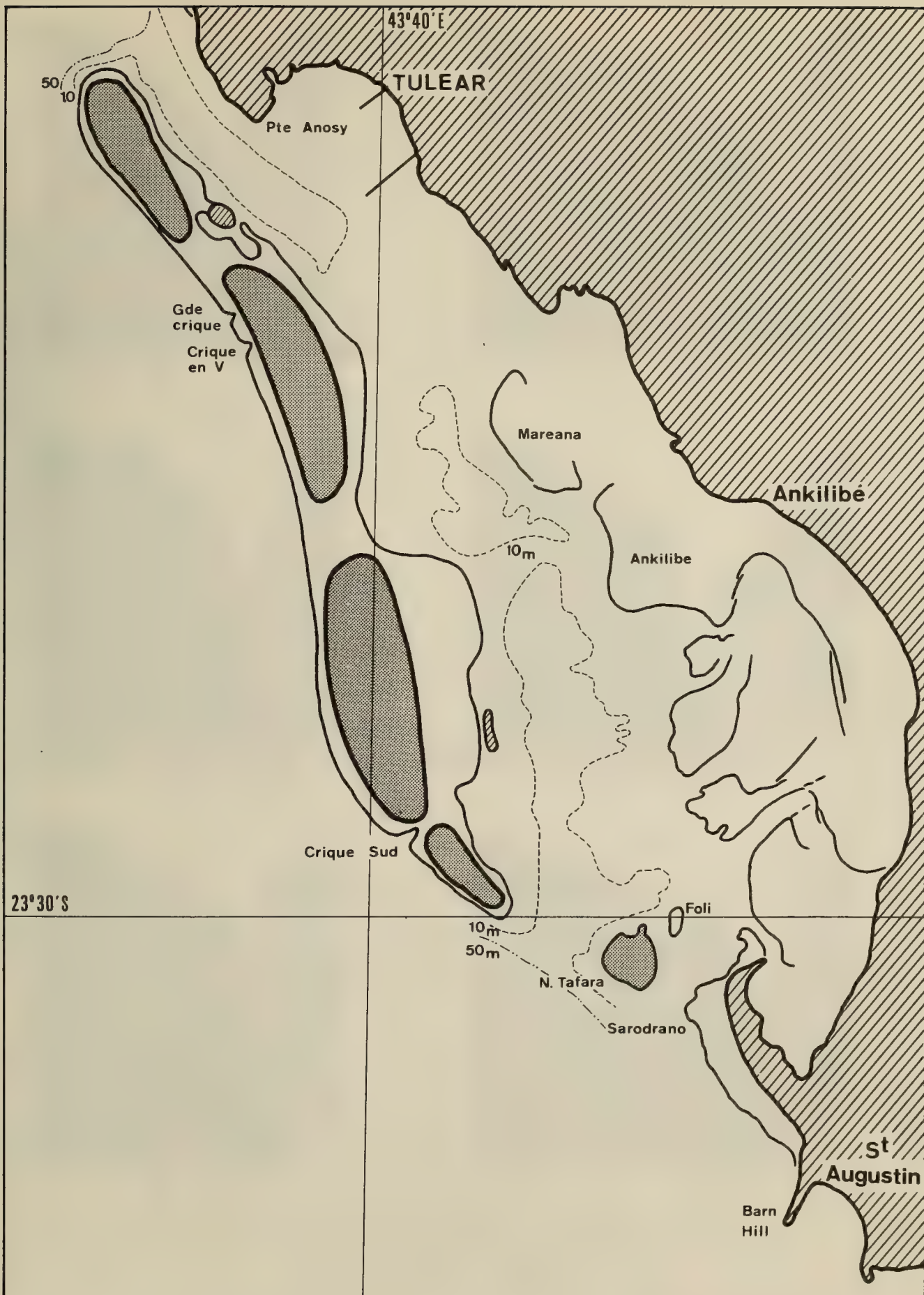


Fig 10 Les boucliers primitifs (Grand Récif) D'après Picard, 1966.

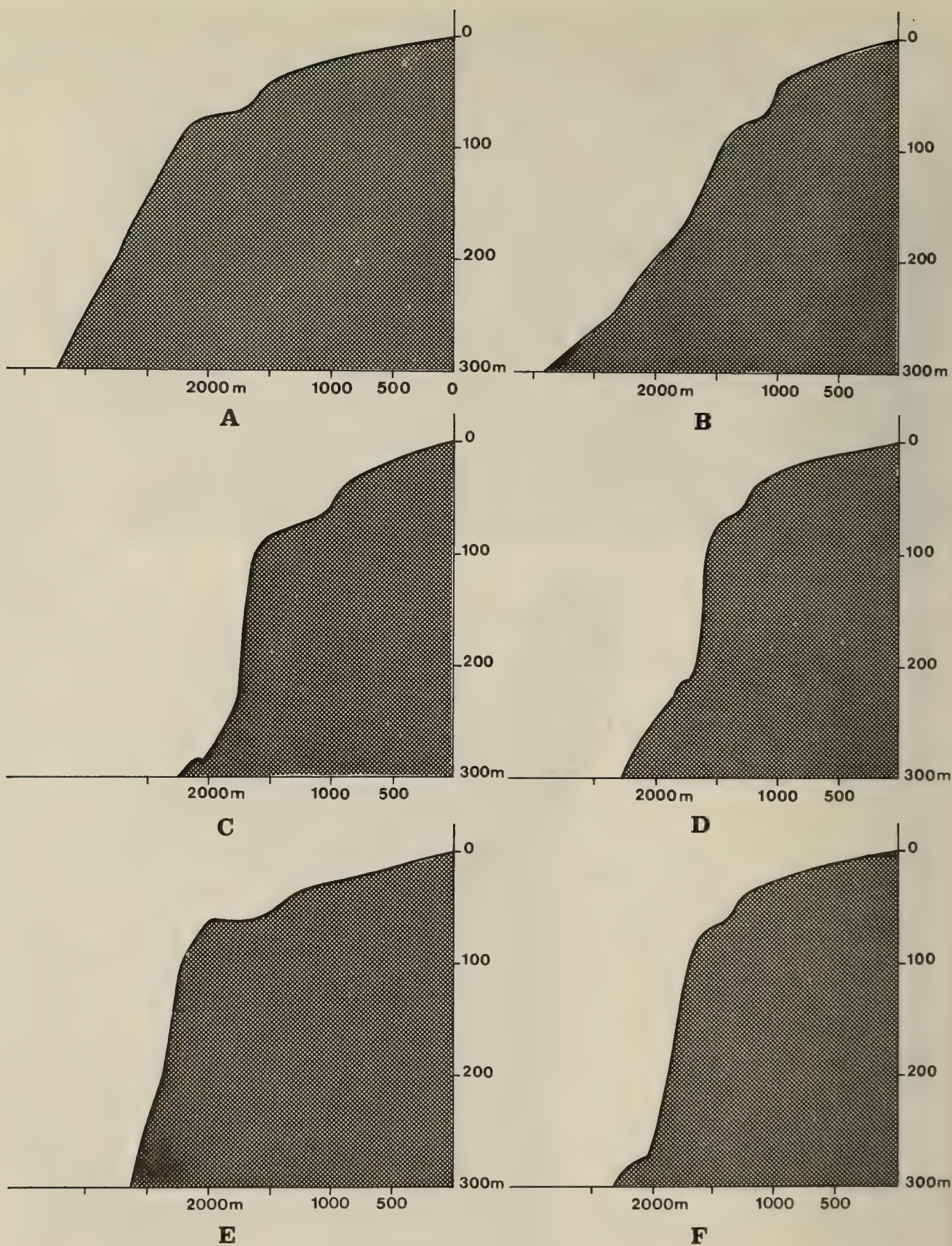


Fig 11 Profils bathymétriques 0-300m
(extérieur Grand Récif)

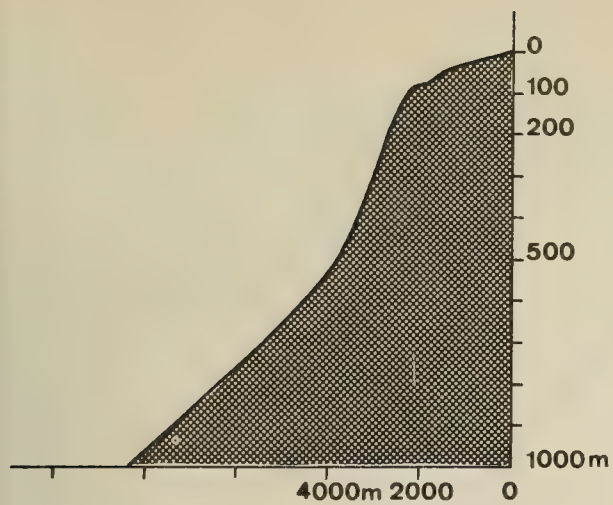
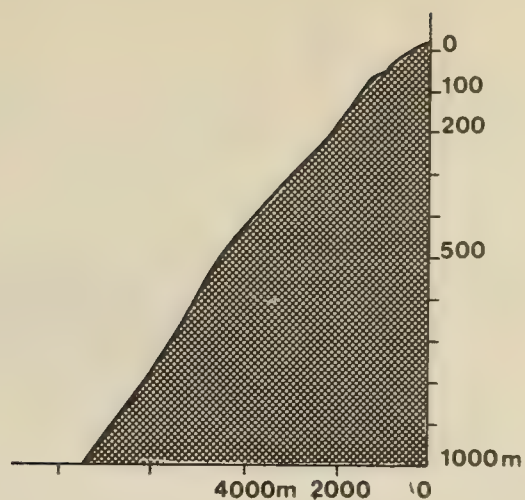
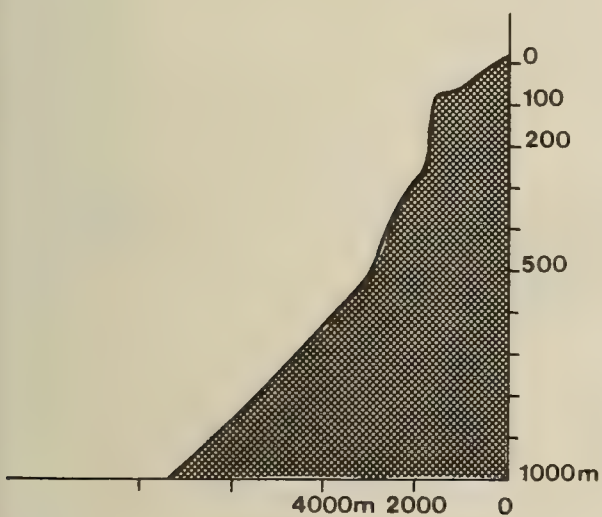
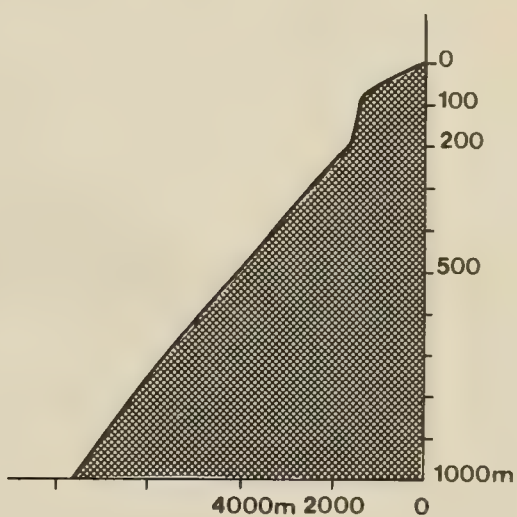
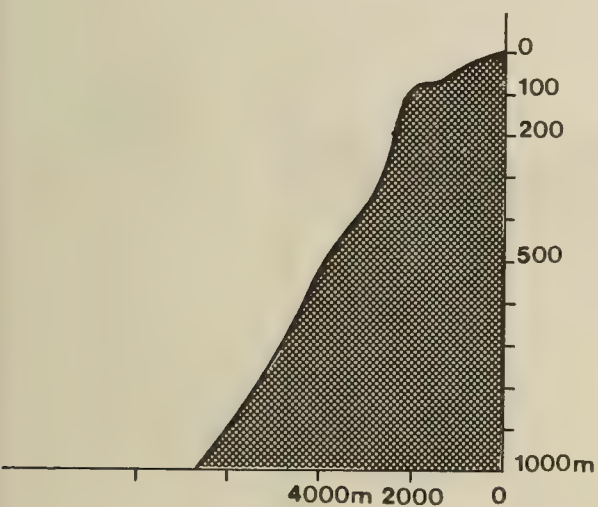
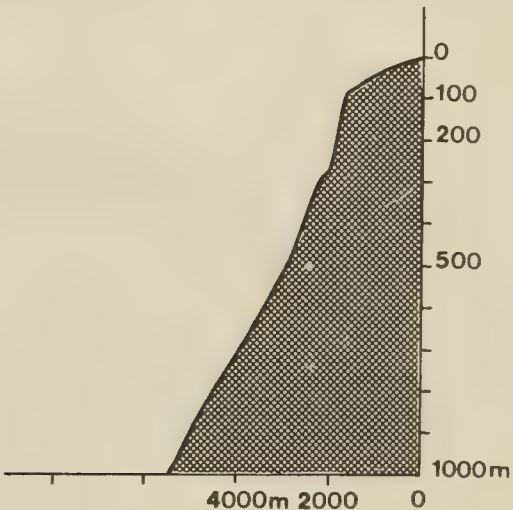
**A****B****C****D****E****F**

Fig 12 Profils bathymétriques 0-1000m
(extérieur Grand Récif)

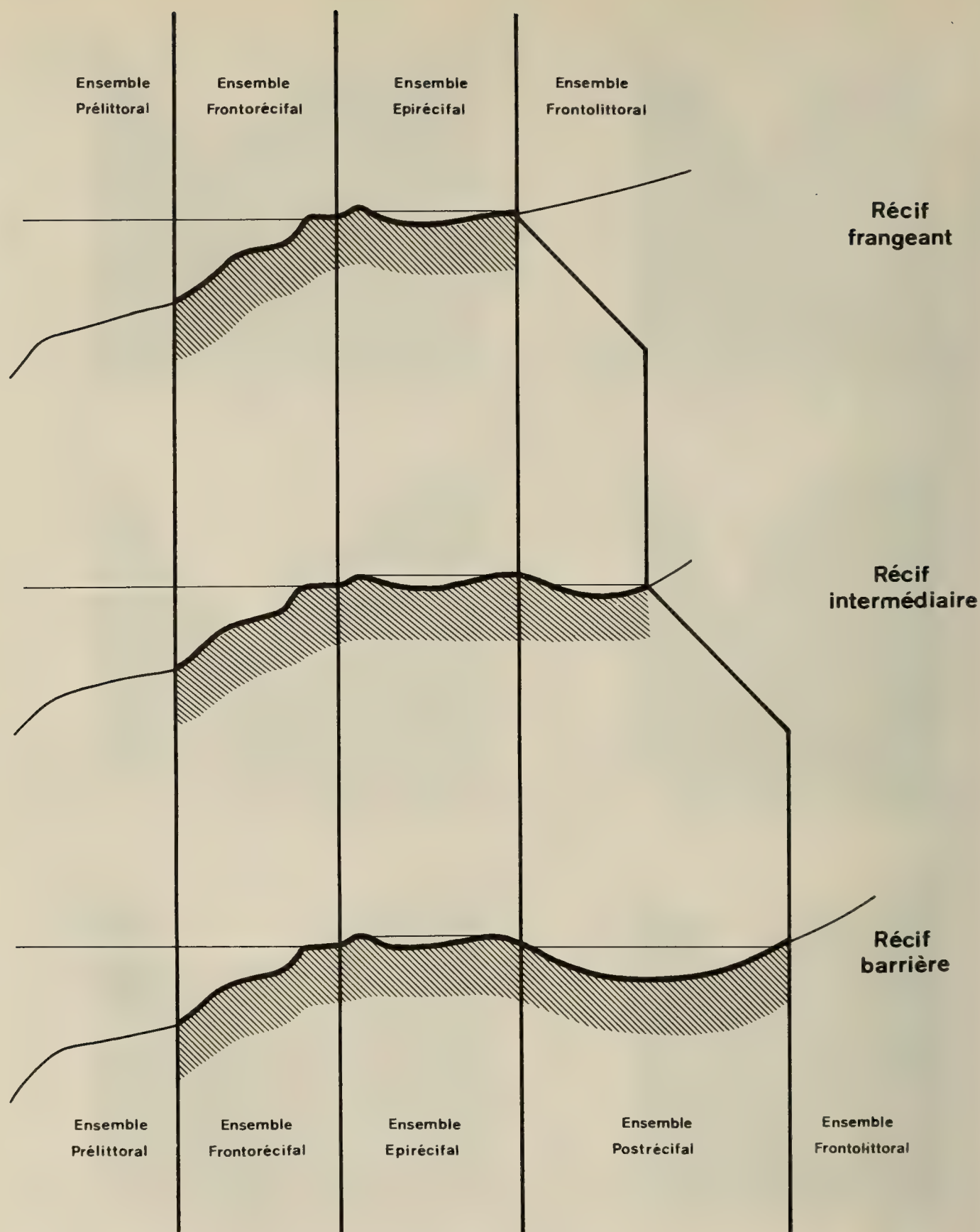


Fig:13 Passage d'un récif frangeant à un récif barrière



Fig.14 Carte de la baie de Tuléar (VAN KEULEN , 1755)

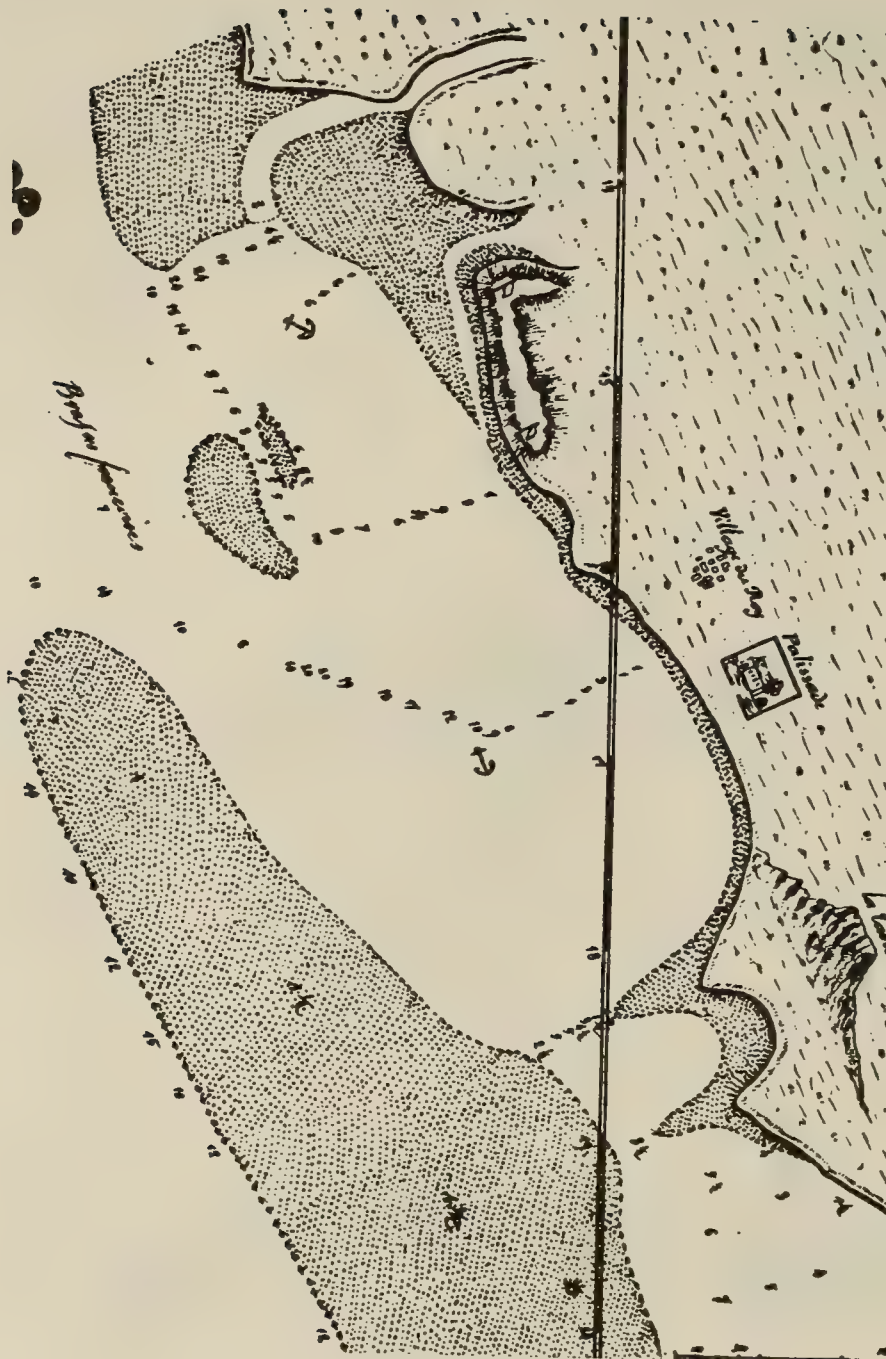


Fig. 15 Le mouillage de Tuléar et l'île de Nosy Vato
(SOLMINIHAC , 1785)



Fig 16 · Stations hydrologiques et courantologiques

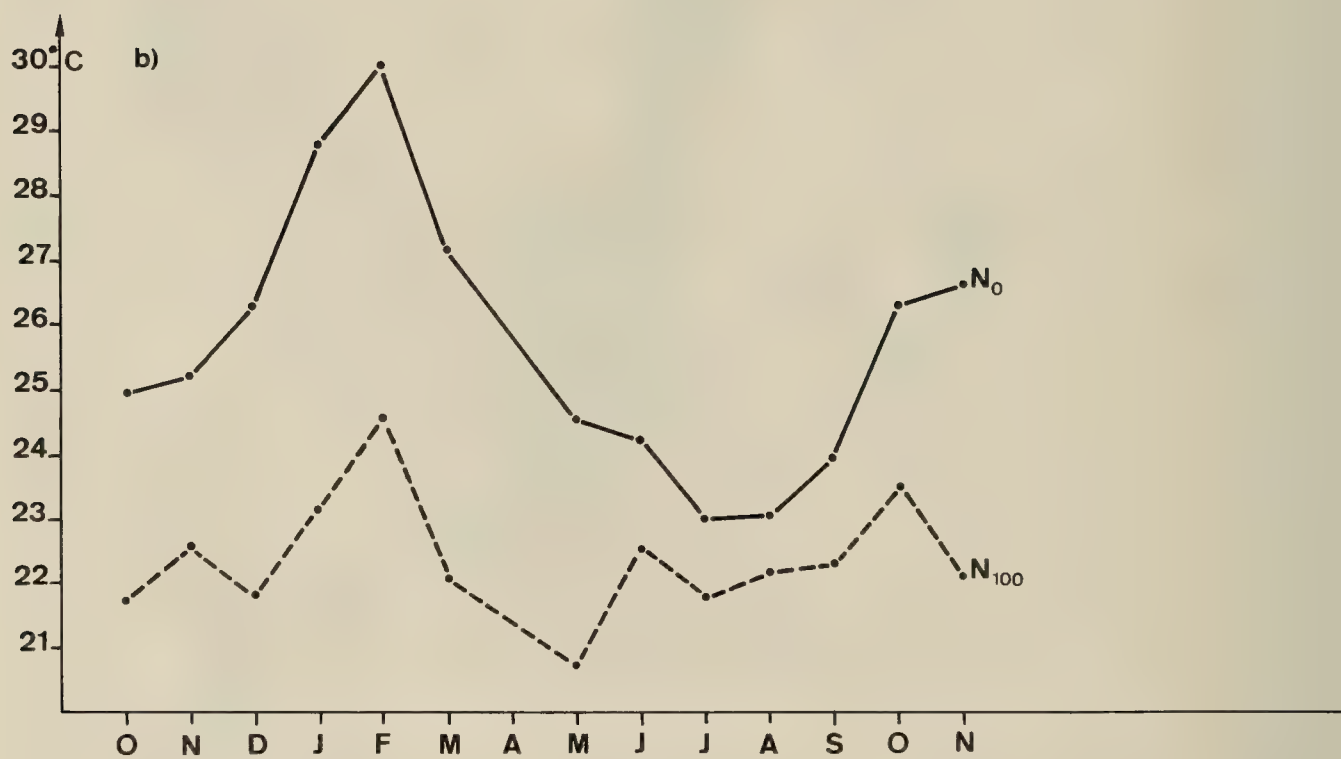
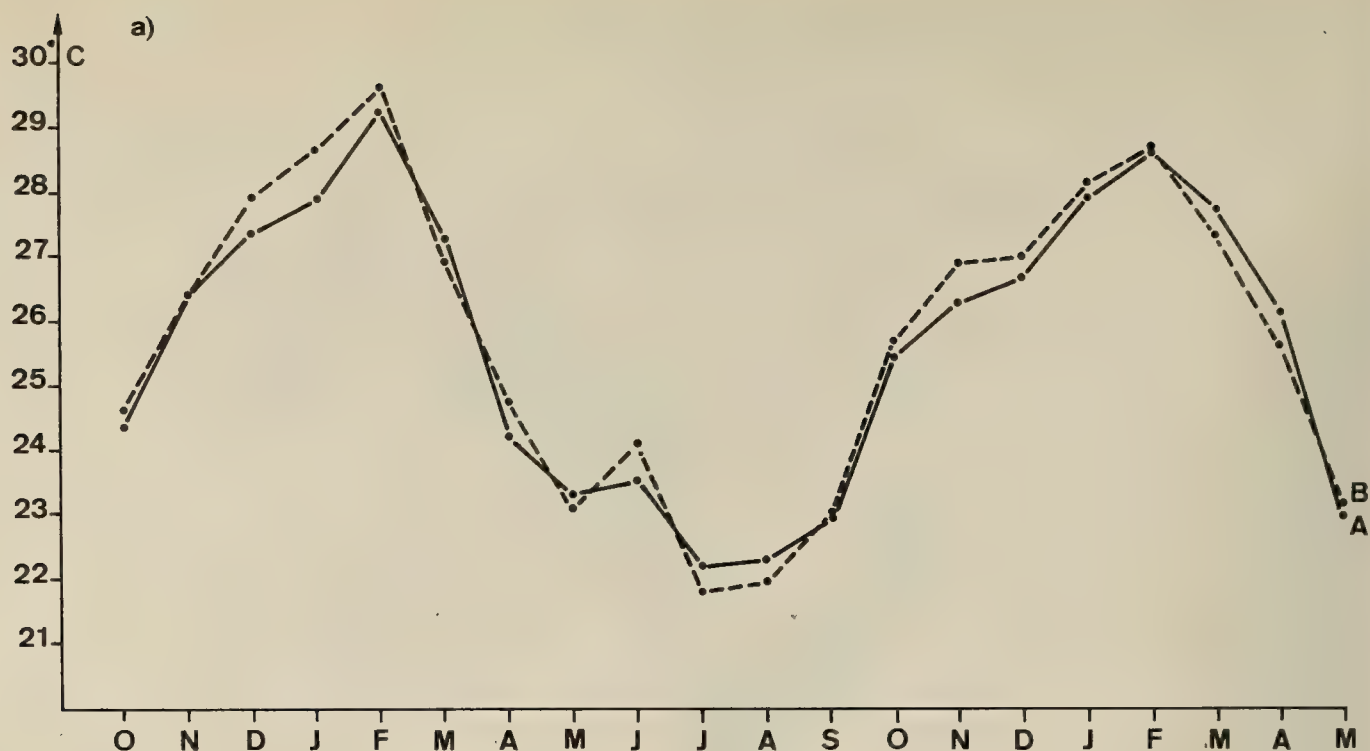


Fig: 17 Températures

a) températures de surface dans le lagon

b) température à l'extérieur du récif (point N)

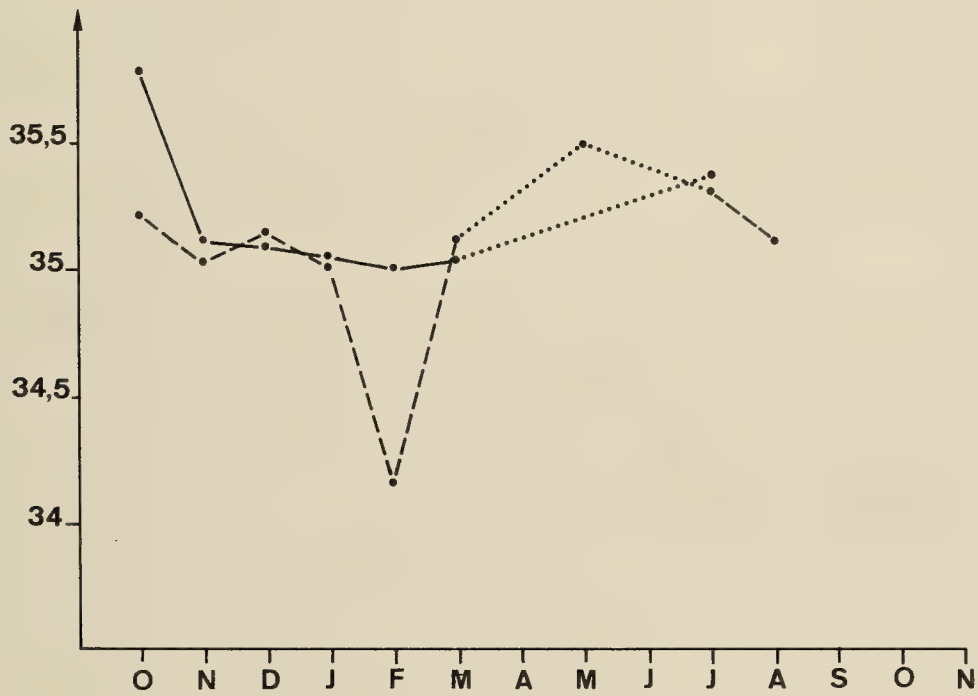
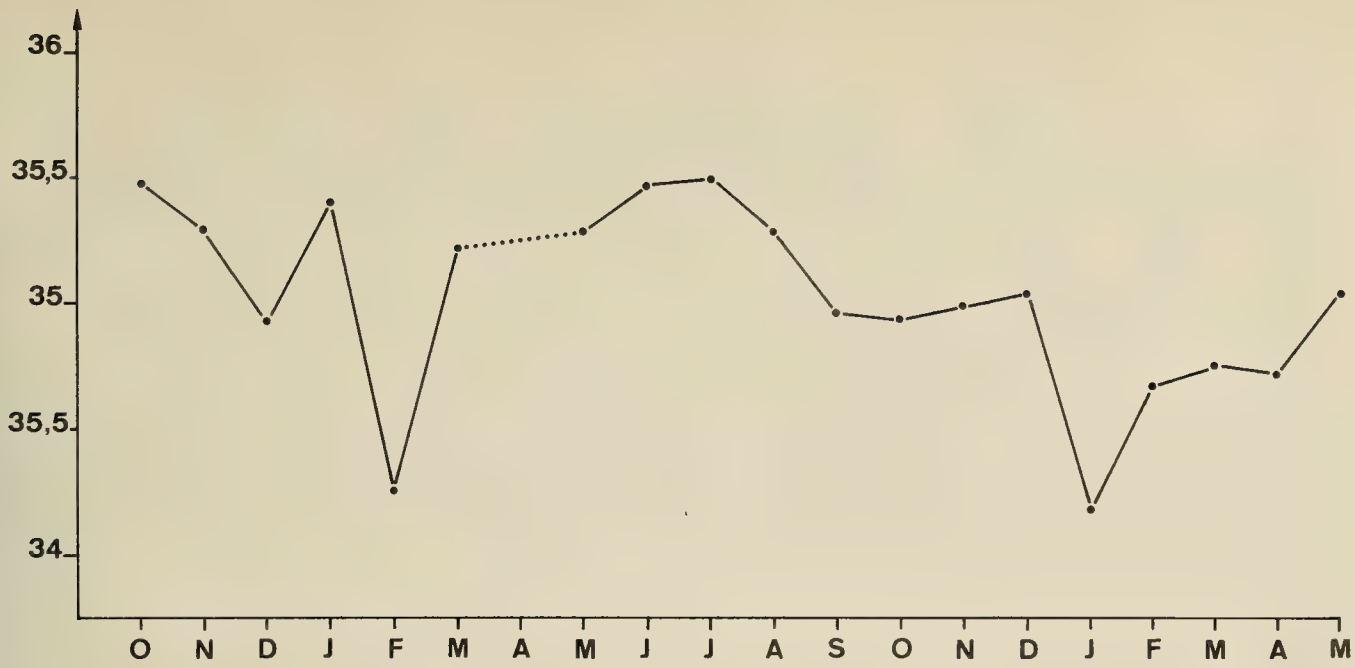


Fig:18 Salinités

a) lagon (point A)

b) extérieur des récifs (point N)



Fig: 19 Turbidité (Profondeur de disparition du disque de Secchi)

a) lagon points (A et B)

b) extérieur des récifs (point N)

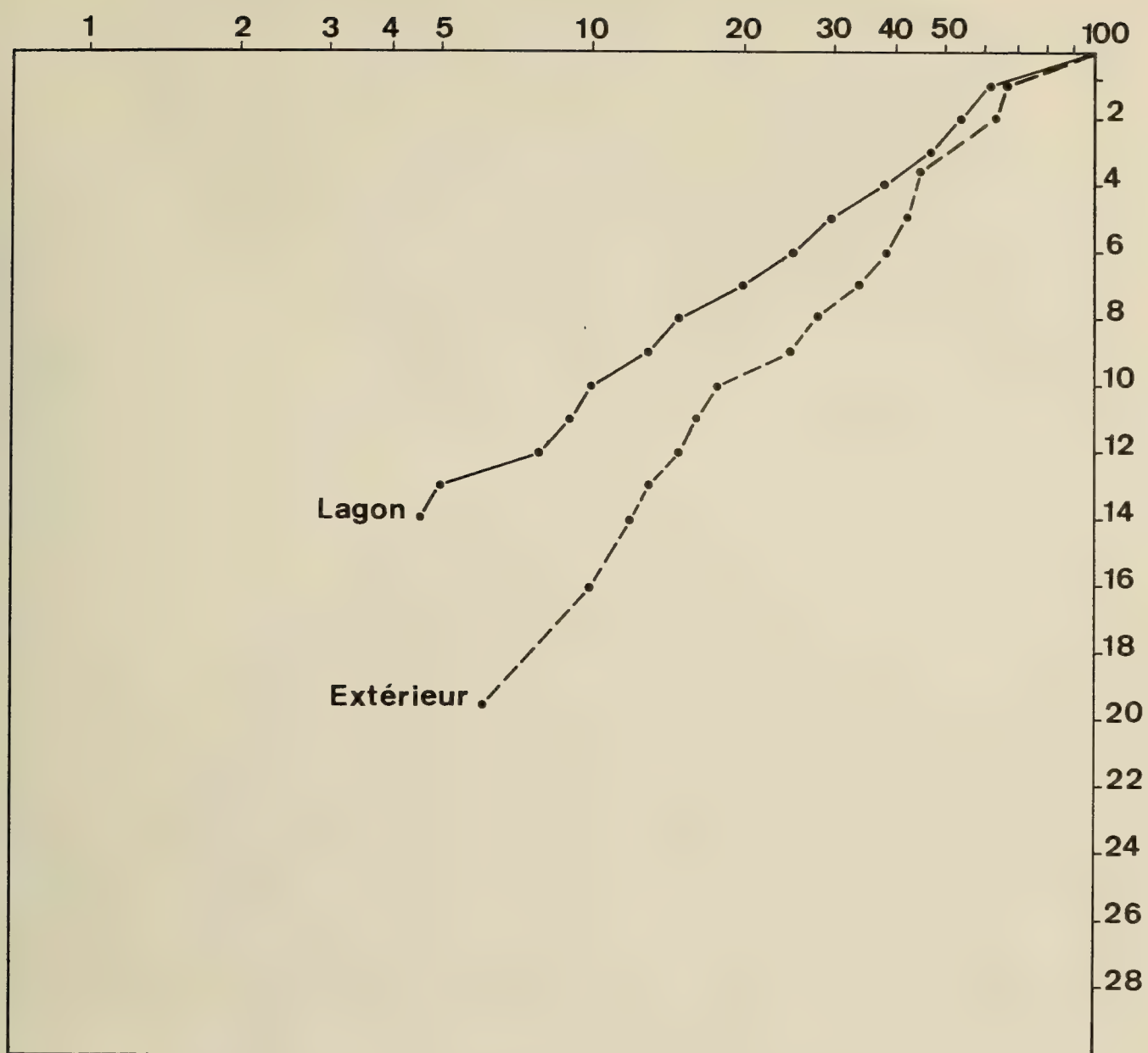


Fig: 20 Pourcentage de lumière transmise

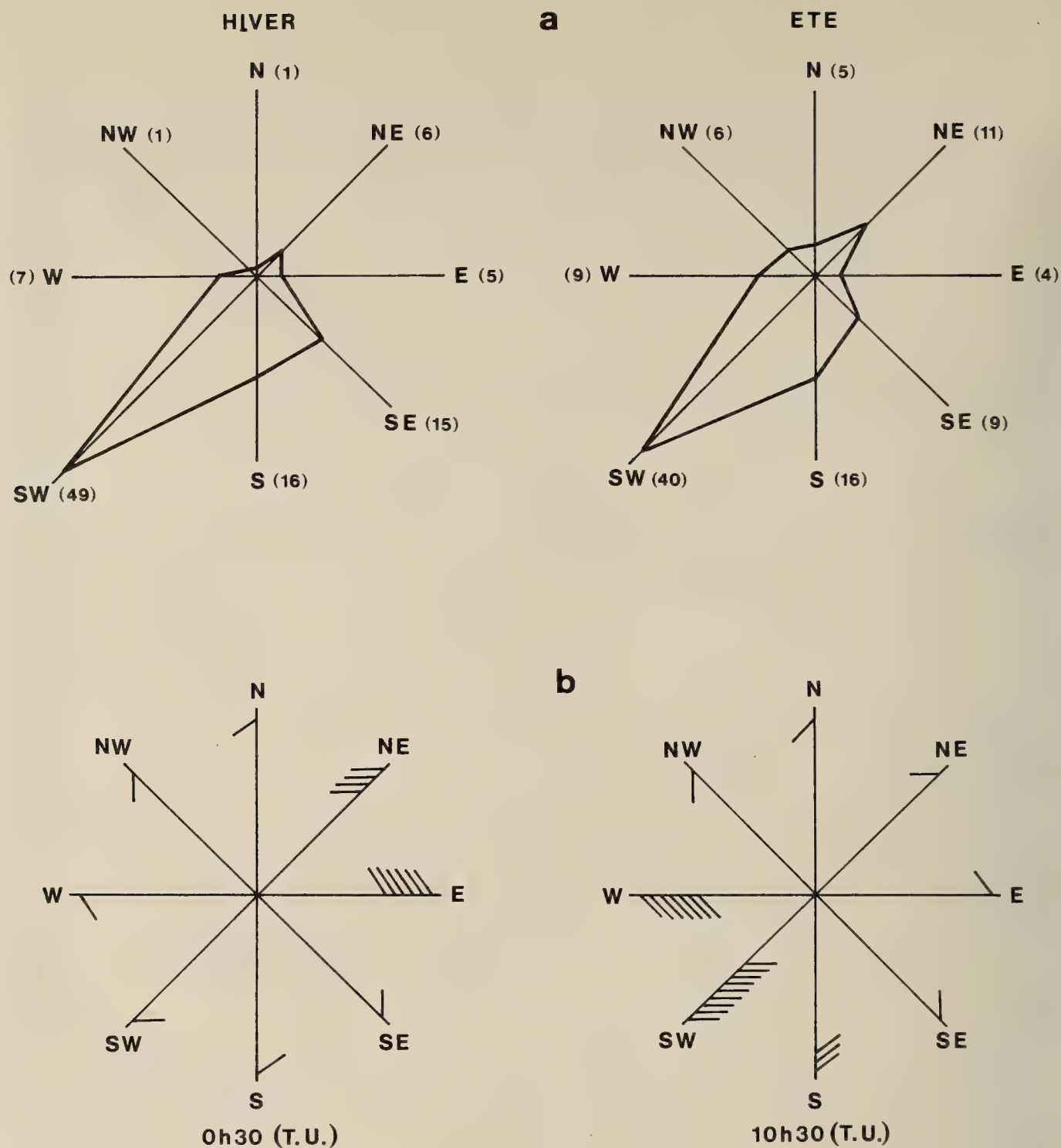


Fig:21 Régime des vents

a) nombre de jours de vent

b) force des vents

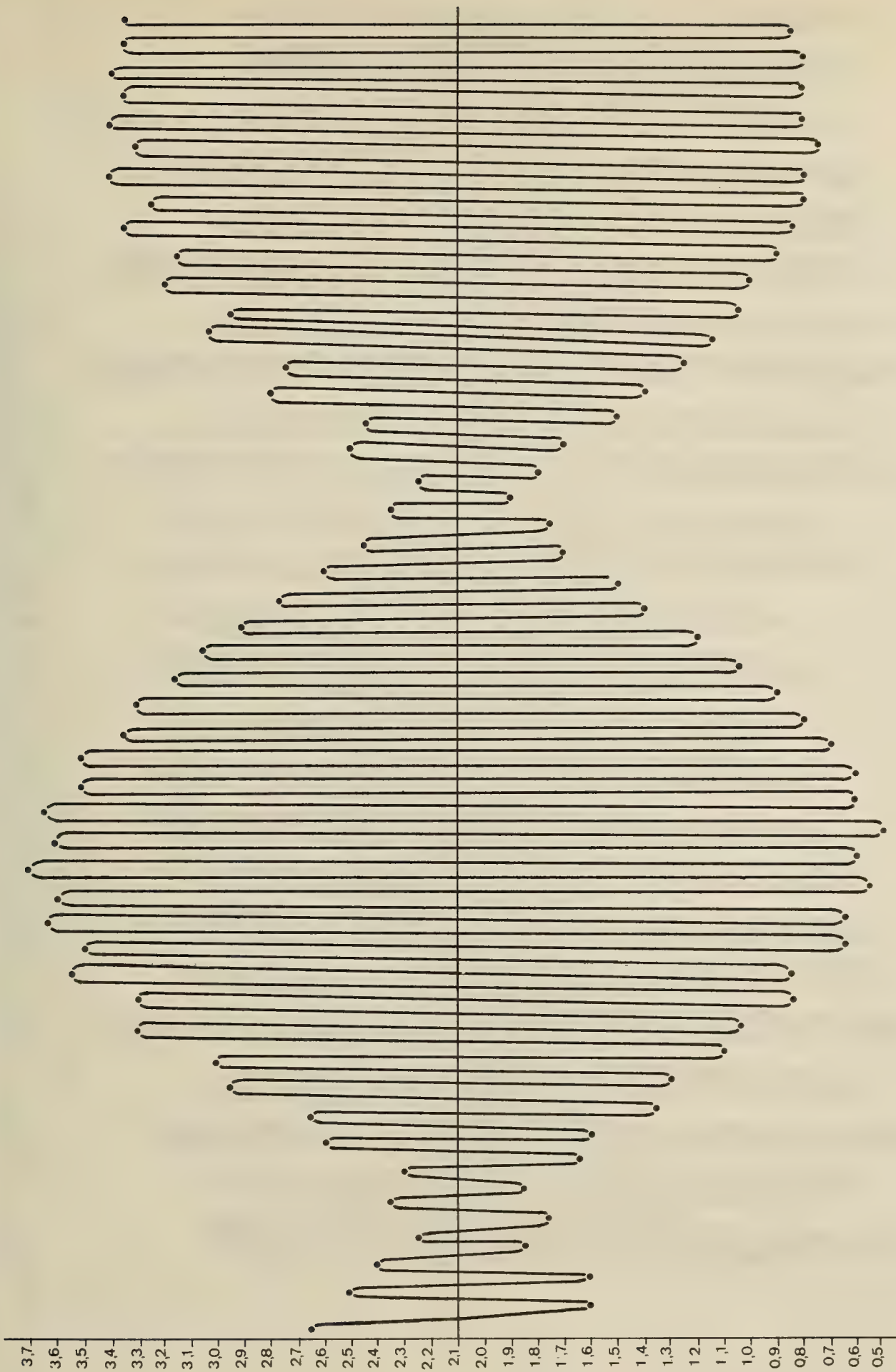


Fig:22 Courbe de marée (août sept. 1971)

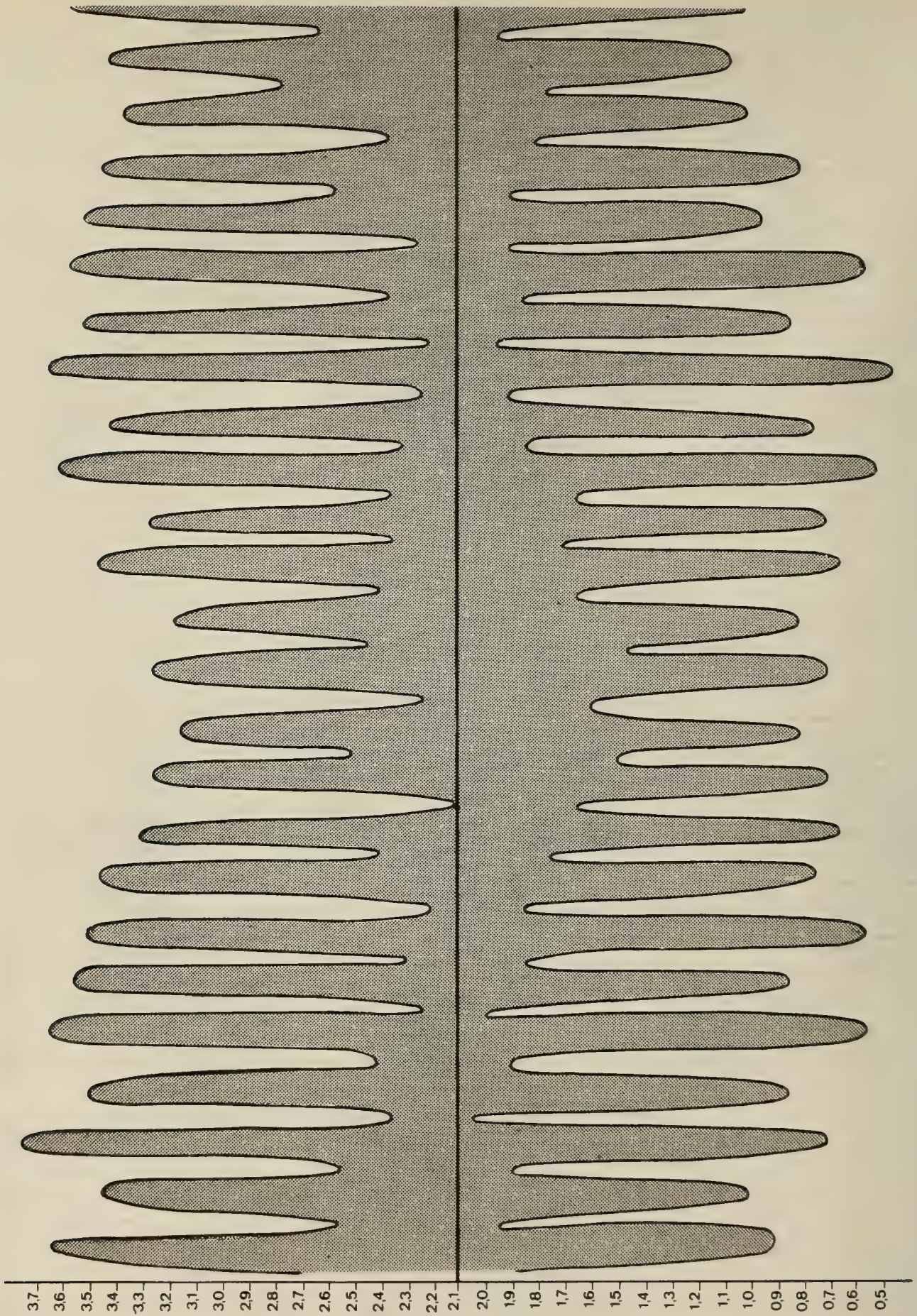


Fig:23 Enveloppes des hauteurs des P.M. et des B.M. en 1970

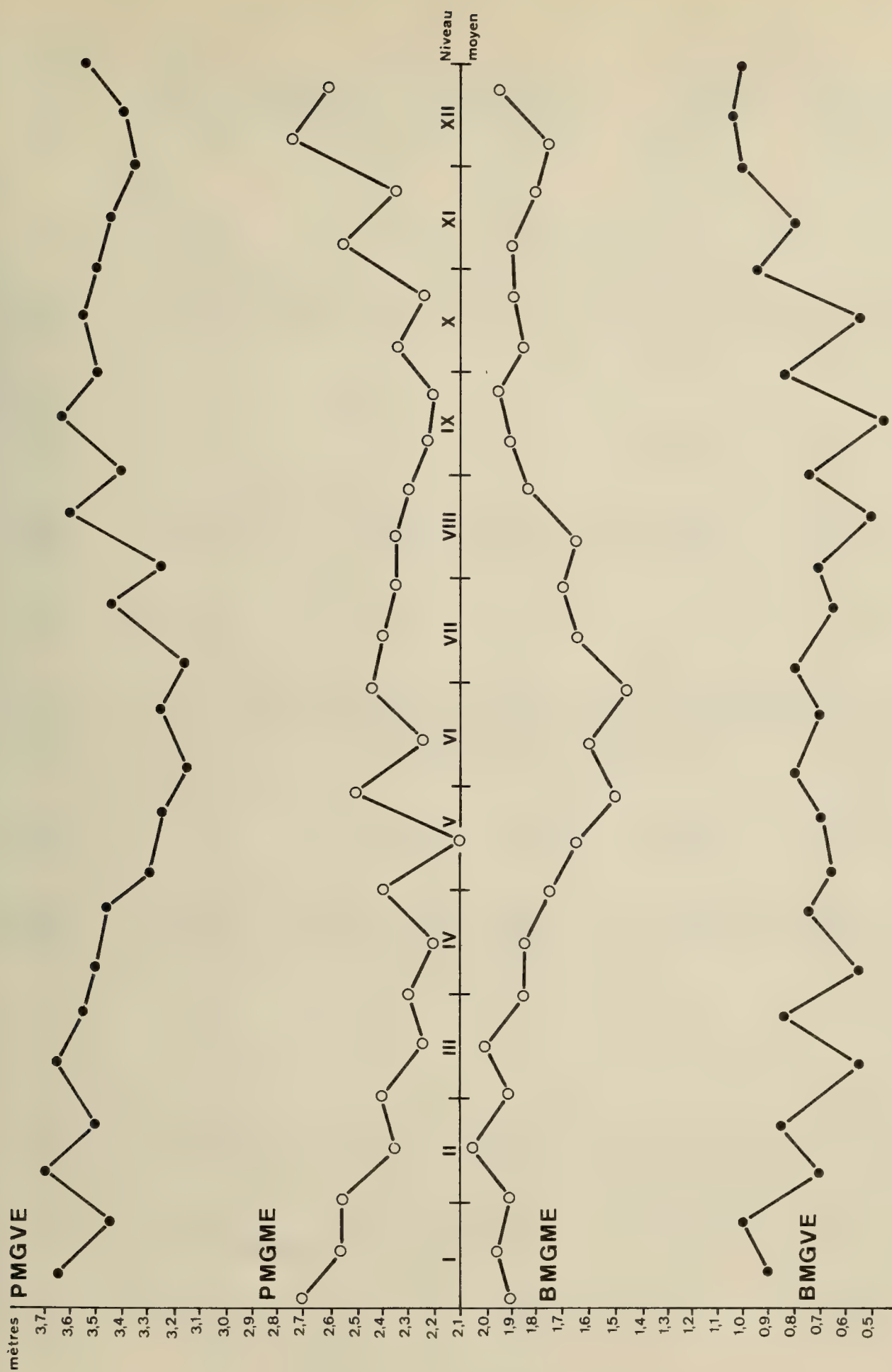


Fig:24 Variations des hauteurs maximales ou minimales en V.E. ou en M.E. (année 1970)

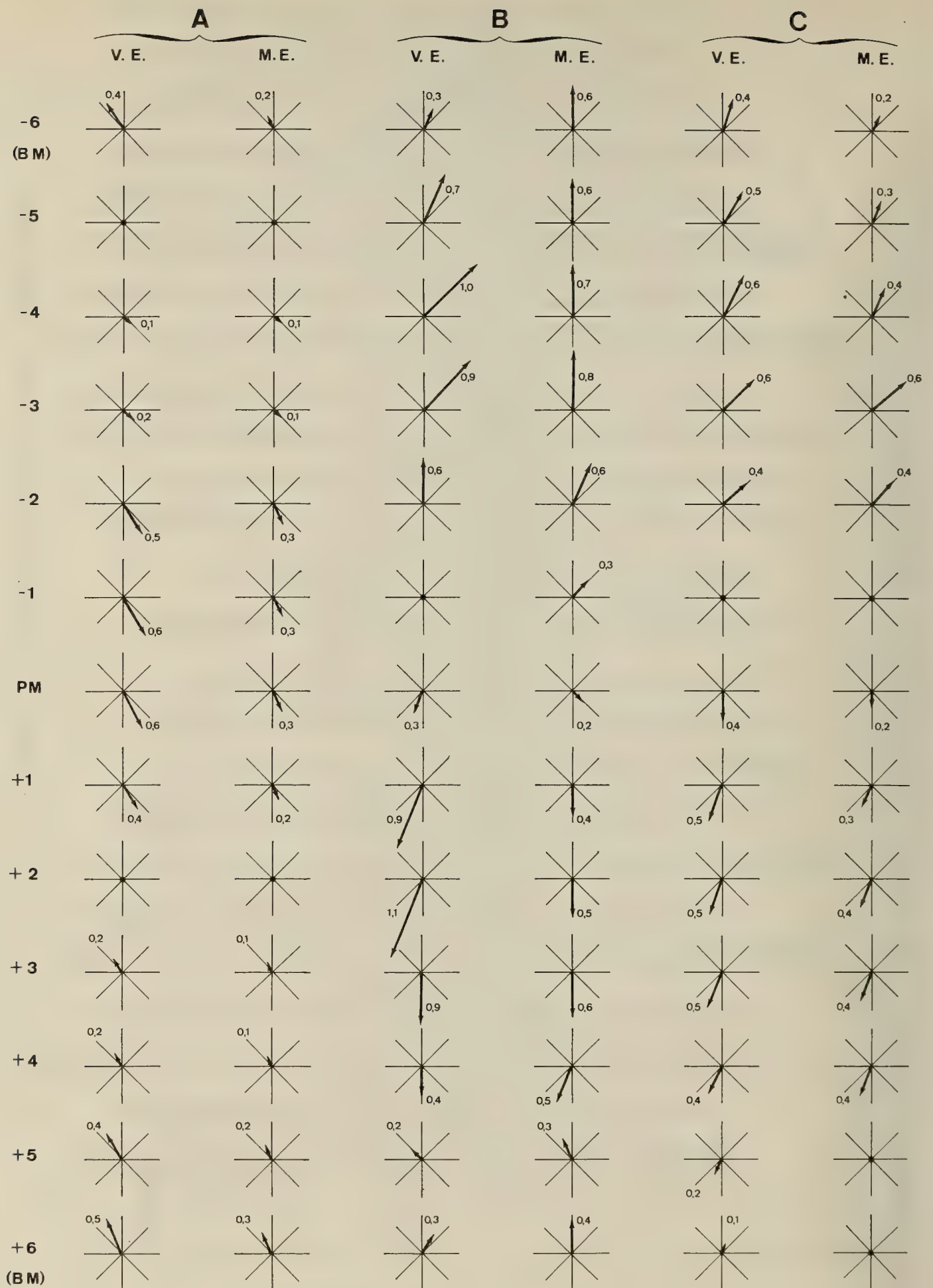


Fig: 25 Courants de marée dans le lagon

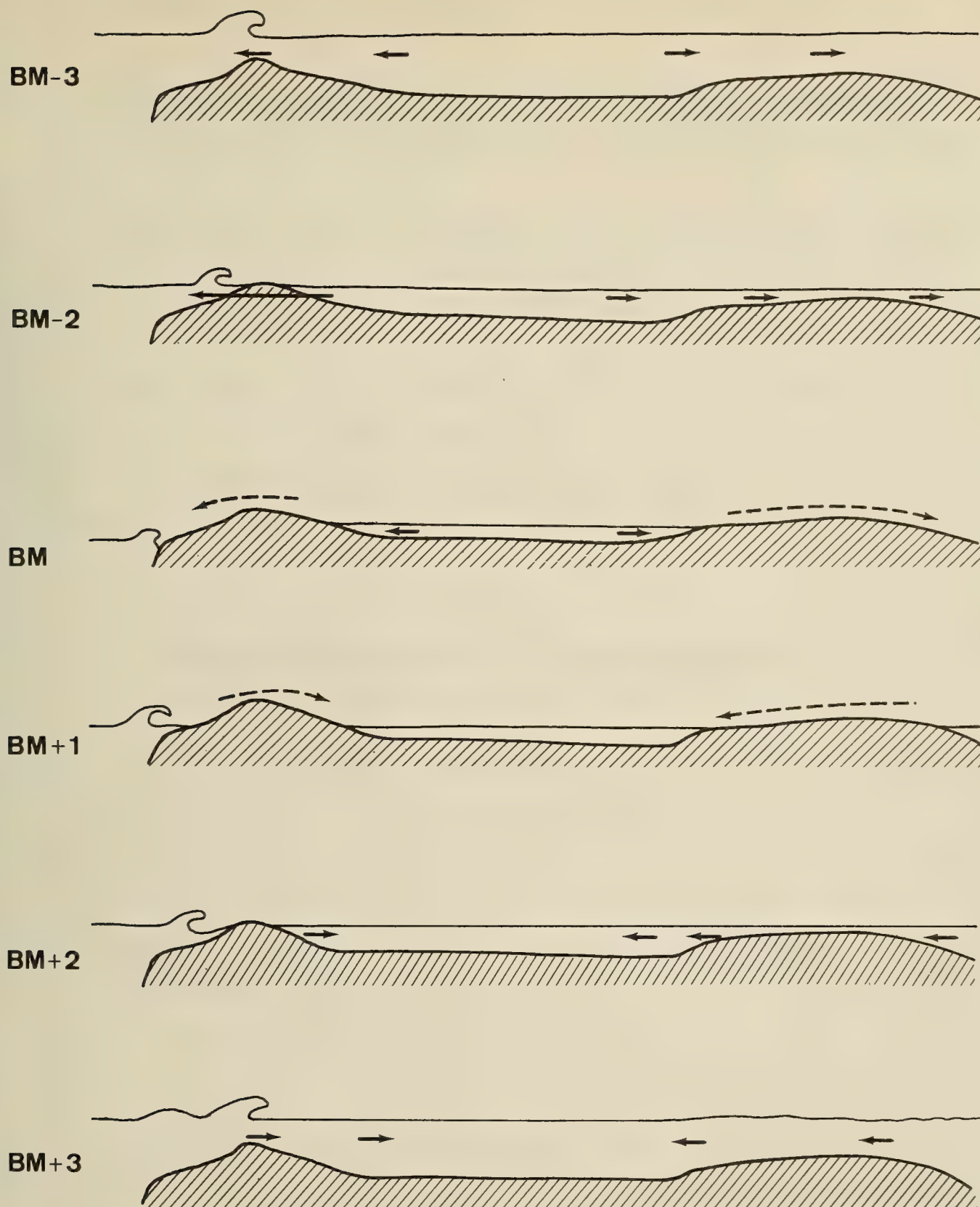


Fig:26 Courants de marée sur le platier

TROISIEME PARTIE

ETUDE ANALYTIQUE DES PEUPLEMENTS RECIFEAUX

DE LA REGION DE TULEAR

Les formations récifales de la région de Tuléar présentent, dans leur grand ensemble, une structure bionomique remarquablement homogène.

Les grandes lignes de la zonation des biotopes majeurs à dominance d'Anthozoaires ont été précisées, à plusieurs reprises, notamment par PICHON (1962, 1964) et PICARD (1967).

Nous rappellerons brièvement que sur une coupe perpendiculaire au front récifal, on observe normalement, du large vers le littoral, la succession suivante, directement commandée par la distribution des figures morphologiques récifales (voir chapitre "Morphologie") :

- Pente externe
 Dalle corallienne
 Zone éperons-sillons
- Platier externe
- Levée détritique
- Platier interne
 Formations construites du platier interne
 Accumulations sédimentaires
- Pente interne
- Lagon
 Fonds meubles du lagon
 Récifs de lagon

Dans le détail cependant, cette zonation admet de nombreuses exceptions, et la composition faunistique ou floristique des peuplements, au sein d'un seul et même biotope, peut présenter des modifications locales importantes. Ces altérations sont à mettre en rapport avec la prépondérance ou les variations locales d'un facteur déterminé, tel que :

- changement de l'incidence de la houle ; houle diffractée,
- écoulement d'eaux dessalées,
- transfert ou dépôt de sédiments (terrigènes ou organogènes).

La présence d'accidents physiographiques, tels que criques, vases, lagon enclavés, zones de soudure entre les boucliers primitifs, créent aussi des micromilieus particuliers qui se traduisent par des "anomalies" dans la composition des peuplements.

Enfin, des différences dans le degré d'évolution des appareils récifaux laissent apparaître des modifications importantes de la structure bionomique.

L'étude analytique des peuplements à dominance d'Anthozoaires présentée ci-après, se réfère au découpage géographique des formations coralliennes adopté dans le chapitre traitant de la physiographie récifale. Pour chaque secteur récifal (c'est-à-dire pour chaque élément physiographique fondamental) la délimitation des grandes unités de peuplement, et en particulier l'analyse bionomique des peuplements à base de Scléractiniaires, est faite le long d'une coupe-type, allant du large au lagon. Les principales variations latérales des unités de peuplements sont ensuite envisagées, dans le cadre de chacun des secteurs étudiés. Lorsque cela s'avère nécessaire, une carte bionomique précise la localisation et l'extension des différents biotopes analysés.

LES RECIFS CORALLIENS DE LA BAIE DE TULEAR

- A -

LE GRAND RÉCIF

D'un point de vue bionomique, le Grand Récif de Tuléar peut être divisé en cinq grands secteurs de la façon suivante :

- 1 - Secteur de la corne Nord,
- 2 - Secteur de la Grande Vasque,
- 3 - Secteur Centre-Nord (depuis la balise Nord jusqu'à Antseteky
- 4 - Secteur Centre-Sud (d'Antseteky à la crique Sud),
- 5 - Secteur de la corne Sud (au Sud de la crique Sud).

Seuls, les secteurs 3 (Centre-Nord) et 4 (Centre-Sud) présentent des peuplements parfaitement typiques. Les secteurs 1 et 5 sont perturbés par l'action des houles réfractées et par des transferts et dépôts de sédiments qui peuvent être d'origine terrigène. Dans le secteur 2, la présence de la Grande Vasque, qui est un accident physiographique majeur, suffit à elle seule à expliquer les caractères particuliers des peuplements. L'analyse présentée ci-dessous se réfère essentiellement au secteur 3 (Centre-Nord). Les conclusions qui s'en dégagent peuvent s'appliquer dans une très large mesure également au secteur 4 (Centre-Sud).

I - LA PENTE EXTERNE

Les peuplements de la pente externe présentent une relative uniformité dans toute la moitié Nord du Grand Récif. Aussi, l'analyse ci-dessous s'applique-t-elle aux secteurs 1 (Corne Nord), 2 (Grande Vasque) et 3 (Centre-Nord).

C'est dans la moitié Nord du Grand Récif que la pente externe se présente sous son aspect le plus typique, avec une zone à éperons et sillons jusque vers 20 m environ^{*}, et une dalle corallienne, entre 20 et 50 m. (GRAVIER et *al.* 1970).

A/ La zone éperons sillons

a) Zonation le long d'une coupe transversale

Bien que la morphologie des éperons et sillons varie en fonction du lieu, et en fonction de la profondeur (cf. CLAUSADE et *al.*, 1971, p. 22), ce type particulier de structure demeure bien défini et caractéristique dans toute la moitié Nord du Grand Récif. Les peuplements présentent une zonation très nette, notamment entre 0 et 14 m., où les parois latérales des éperons-sillons sont, en règle générale, très fortement inclinées ou subverticales.

Cette zonation le long d'une coupe transversale des structures en éperons-sillons se présente de la façon suivante :

1 - Partie inférieure des parois des éperons

La partie inférieure des éperons, est, sur une hauteur de 0,5 m. à 1 m., à partir du fond des sillons, dénuée de tout peuplement de Scléractiniaires.

* Rappelons que la zone éperons-sillons s'étend sur une distance horizontale de 300 à 400 m. La pente moyenne du substrat dans cette zone est donc de 3° environ.

Le seul Invertébré présent , à la base des parois, est l'Echinide *Echinostrephus molare*, parfois très abondant, logé dans les cupules qu'il creuse dans le calcaire. On peut également observer localement soit un gazon très ras d'Algues filamenteuses, soit un placage de Corallinacées encroûtantes (*Lithophyllum* sp.). Cette extrême pauvreté du peuplement de la partie inférieure des parois est due à l'action érosive des éléments détritiques (blocs, graviers, ou sables, suivant la profondeur) en tractation-saltation sous l'action des trains de houle et des courants de retour, et qui exercent en permanence un véritable décapage de la base des parois.

2 - Partie médiane de la paroi des éperons

Les premiers Invertébrés sessibles qui s'installent au-dessus de la zone dénudée, sont des Scléractiniaires encroûtants :

<i>Favia pallida</i>	<i>Agariciella ponderosa</i>
<i>Favites abdita</i>	<i>Porites solida</i>
<i>Favites virens</i>	<i>Porites lichen</i>
<i>Acanthastrea echinata</i>	<i>Echinopora gemmacea</i>
<i>Cyphastrea microphthalma</i>	<i>Leptoria phrygia</i>

En remontant le long des parois, apparaissent ensuite des formes en consoles ou en auvents, constituées principalement par *Acropora hyacinthus*. L'extension verticale de cette zone de Scléractiniaires en consoles est directement liée à la hauteur des parois des sillons.

Entre les consoles, on retrouve, sur les parois, les espèces citées précédemment (mais dont les colonies peuvent devenir lamellaires), auxquelles il faut ajouter :

<i>Pocillopora verrucosa</i>	<i>Goniopora</i> sp.
<i>Pocillopora eydouxi</i>	<i>Hydnophora microconos</i>
<i>Pachyseris speciosa</i>	<i>Montipora verrucosa</i>
<i>Stylophora mordax</i>	<i>Montipora foliosa</i> .

Par ailleurs, la diversité faunistique et floristique augmente, au fur et à mesure que l'on se rapproche de la partie supérieure des éperons.

Les Corallinacées encroûtantes (*Lithophyllum* sp) apparaissent d'abord. Il s'y adjoint ensuite des Algues molles (*Valonia utricularis*, *Anadyomene Wrightii*, *Caulerpa Freycinetii*, *C. racemosa*, *C. verticillata*, *Codium arabicum*, *Halimeda cuneata*, *H. platydisca*, *Dictyopteris delicatula*, *Dictyota dichotoma*, *Pocockiella variegata*, *Galaxaura* cf *breviarticulata*, *Peyssonnelia conchicola*, *Hypnea rosea*, *Amansia glomerata*, *Neurymenia fraxinifolia*) et des Alcyonaires (*Clavularia laxa*, *Scleranthelia musiva*, *Tubipora musica*, *Cladiella kempfi*, *Sarcophyton* spp, *Sinularia* spp, *Nephthea striata*, *Paralemnalia digitiformis*, *P. pichoni*, *Stereonephthya kukenthali*, *Heteroxenia fuscescens* et *Xenia garciae*).

On peut également noter la présence de représentants de quelques autres groupes faunistiques, en général peu abondants : il s'agit essentiellement d'Hydrides (*Solanderia* sp, *Aglaophenia cupressina*, *Tyroscyphus fruticosus*, *Dentitheca habereri*), de Gorgonaires (*Acabaria erythraea*, *Lophogorgia thomassini*, *Ellisella verrucosa*) des Antipathaires *Antipathes ericoïdes*, *Antipathes ulex* et *Cirripathes anguina* et des Zoanthaires *Palythoa capensis*, *Palythoa liscia* et *Zoanthus sansibaricus*.

3 - Partie supérieure des éperons

La partie supérieure des éperons renferme un peuplement qui est, qualitativement, le plus riche de la zone éperons-sillons. On retrouve toutes les espèces présentes sur les parois, espèces auxquelles s'adjoignent *Acropora reticulata*, *Galaxea fascicularis*, *Stylophora pistillata*, pour les Scléractiniaires et *Spirastrella* sp, *Hemiasterella complicata* pour les Spongiaires (les représentants de ce dernier groupe recensés sur les parois des sillons, sont pour la plupart, des espèces à affinités hémisciaphiles, que l'on retrouve plus bas, sur la dalle corallienne).

La physionomie particulière de la partie supérieure des éperons est due à la forte dominance d'un petit nombre d'espèces d'Algues, de Scléractiniaires et d'Alcyonaires :

Les Corallinacées encroûtantes (*Lithophyllum* sp) sont omniprésentes et recouvrent toutes les surfaces non occupées par les Scléractiniaires vivants. *Turbinaria decurrens* est, en outre, la seule espèce d'Algue molle ayant une dominance notable. Bien qu'elle soit distribuée de façon irrégulière, elle est plus particulièrement fréquente entre 10 et 15 m.

Chez les Scléractiniaires, ce sont les espèces d'*Acropora* à colonies tabulaires (*A. hyacinthus*, *A. reticulata*) ou branchues (*A. pharaonis*) qui constituent l'essentiel du peuplement. Les Alcyonaires enfin, sont surtout représentés par des *Sarcophyton* (*S. crassocaule*, *S. elegans*, *S. glaucum*) et des *Sinularia* (*S. grayi*, *S. densa*, *S. macropodia*, *S. polydactyla*, *S. whiteleggei*).

b) Modifications des peuplements en fonction de la profondeur

La zonation suivant un profil transversal que nous venons de décrire, se rapporte à la partie médiane de la structure éperons-sillons (profondeurs variant de 7 à 14 m.). A cette zonation transversale, se superposent des variations longitudinales liées essentiellement à la décroissance de l'intensité des facteurs hydrodynamiques avec la profondeur.

1 - L'horizon supérieur de la zone éperons-sillons (0 à 7 m.)

montre un net appauvrissement qualitatif. Les Algues disparaissent, à l'exception des Corallinacées et de quelques *Turbinaria decurrens*. Les Alcyonaires ne sont plus représentés que par des

Sinularia (*S. grayi*, *S. whiteleggei*) et *Cladiella kempfi*.

Cette raréfaction des espèces est moins sensible chez les Scléractiniaires. Si un certain nombre d'entre eux sont effectivement absents (*Hydnophora microconos*, *Cyphastrea microphthalma*, *Agariciella ponderosa*, par exemple), on observe par contre un nouveau stock d'espèces colonisant le haut de la paroi et le rebord de la plateforme supérieure des éperons, lorsque ceux-ci arrivent au niveau des basses mers de grandes vives eaux. Ce stock d'espèces (comprenant *Pavona clavus*, *Acropora decipiens*, *A. danai*, *A. rotumana*, *A. cf penguins*) caractérise en fait la rupture de pente entre platier récifal et pente externe. Ces espèces de "bordure de pente", de mode battu, sont à l'origine de nombreux encorbellements sous lesquels le Scléractiniaire ahermatypique *Tubastrea aurea* est constamment présent.

L'Hydrocoralliaire *Millepora platyphylla*, largement dominant dans les premiers mètres, est également caractéristique de l'horizon supérieur de la zone éperons-sillons.

2 - L'horizon inférieur de la zone éperons-sillons (14 à 18-20m.)

Au-delà de 14 m. en moyenne, le relief des éperons s'adoucit fortement, et il finit par disparaître presque complètement entre 18 et 20 m. En conséquence, la zonation transversale tend à s'effacer, du fait de l'absence de surfaces verticales ou fortement inclinées. Le peuplement devient uniforme, mais en même temps se modifie graduellement du fait :

- de l'apparition de certaines espèces de Scléractiniaires (*Gyrosmlia interrupta*, *Horastrea indica*, *Seriatopora hystrix*) et, en particulier, d'espèces à grandes colonies massives (*Diploastrea heliopora*, *Porites somaliensis*, *Symphyllia recta*, *Oulophyllia crispa*, *Leptoria phrygia*). Les formes tabulaires, par contre se raréfient.

- de la diminution des Corallinacées encroûtantes, alors que l'on retrouve au contraire toutes les Algues molles citées précédemment, mais avec une dominance plus forte.

- de l'importance prise par les Alcyonaires (*Sarcophyton acutangulatum*, *S. regulare*, *Sinularia crassa*, *S. polydactyla*, *Cladiella ceylonica*, *Spongodes kollikeri*, *S. robusta*, et la plupart des espèces des horizons supérieurs) qui, bien souvent, ont une abondance dominance supérieure à celle des Madréporaires.

- enfin, apparaissent un Antipathaire (*Antipathes myriophylla*) et de nombreux Spongiaires (*Petrosia testudinaria*, *Theonella swinhoei*, *Axinella carteri*, *Ecionemia bacillifera*, *Tedanione wilsoni*, etc, ...).

A bien des égards, le peuplement de l'horizon inférieur de la zone éperons-sillons apparaît comme un terme de passage entre les peuplements des horizons supérieurs (prédominance des facteurs hydrodynamiques) et les peuplements de la dalle corallienne (prédominance du facteur éclaircissement).

En résumé, la zonation observée dans la zone éperons-sillons peut se schématiser de la façon suivante :

- Zonation suivant le profil transversal d'un éperon, à profondeur moyenne.
 - o Partie supérieure des éperons
 -
 - 1 - Scléractiniaires (tabulaires),
 - 2 - Corallinacées,
 - 3 - Alcyonaires.

- Partie médiane des parois
 -
 - 1 - Scléractiniaires (en auvent, encroûtants),
 - 2 - Corallinacées,
 - 3 - Algues molles. Alcyonaires

- Base des parois
 -
 - *Echinostrephus molare*
 - Corallinacées encroûtantes

- Zonation en fonction de la profondeur
 - Horizon supérieur (0 - 7 m.)
 -
 - Peuplement de rebord (*Acropora spp*)
 - Scléractiniaires (Acroporidae, Seriatoporidae)
 - Corallinacées
 - *Millepora platyphylla*

 - Horizon moyen (7 - 14 m.)
 -
 - Scléractiniaires
 - Corallinacées
 - Alcyonaires

 - Horizon inférieur (14-18 m. à 20 m.)
 -
 - Scléractiniaires - Alcyonaires
 - Spongiaires - Algues molles.

B/ La dalle corallienne

La dalle corallienne, qui s'étend entre 20 et 50 m., se présente comme une surface constituée par des Scléractiniaires morts, relativement unie, et en faible pente vers le large.

D'un point de vue bionomique, la différence fondamentale avec la zone éperons-sillons réside dans le remplacement des groupes dominants de cette zone (Scléractiniaires, Algues calcaires, Alcyonaires) par les Algues molles, Spongiaires, Hydriaires, Gorgonaires, Antipathaires. Le peuplement de la dalle, toutefois, est loin d'être homogène, et on observe deux coupures bionomiques majeures, l'une aux environs de 25 m., et l'autre vers 35 m. Les limites assignées à ces subdivisions sont quelques peu artificielles, du fait de l'importance des marges de transition.

1 - Horizon supérieur (20-25 m.)

Dans l'horizon supérieur de la dalle corallienne, on retrouve tout d'abord le peuplement de l'horizon précédent (horizon inférieur de la zone éperons-sillons) mais appauvri, pour les Scléractiniaires et les Alcyonaires tout au moins. Cet appauvrissement est compensé par l'apparition d'espèces qui étaient absentes des relevés effectués dans la zone éperons-sillons (*Echinophyllia aspera*, *Herpolitha limax*, *Goniopora* sp., *Mycedium tubifex*, *Pocillopora damicornis*, *Lobophyllia costata*). Pour les Alcyonaires, on constate une diminution de l'importance des deux familles Xeniidae et Alcyoniidae, sauf *Sinularia notanda*, *S. querciformis* et *Sarcophyton glaucum*.

Au contraire, les Nephtheidae tendent à se diversifier et à devenir dominants (*Morchellana pumilio*, *Spongodes roemeri*, *S. robusta*, *S. novae-zeelandiae*).

En outre, la flore algale se compose :

- de la plupart des espèces recensées dans la zone éperons-sillons ; les formes dominantes, cependant, ne sont plus les mêmes, et parmi les plus importantes nous noterons : *Siphonocladus tropicus*, *Caulerpa brachypus*, *C. scalpelliformis*, *C. taxifolia*, *Udotea javensis*, *Actinotrichia rigida*, *Desmia* cf. *Hornemanni*, *Amphiroa* sp 2, *Titanophora* cf. *Weberae*, *Plocamium cincinnatum*, *Botryocladia* cf. *madagascariensis*, *Peyssonnelia indica*.

- de quelques espèces restreintes à la dalle corallienne ou même à son seul horizon supérieur (*Microdictyon Agardhiarum*, *Galaxaura oblungata*, *G. tenella*). On remarquera que les Corallinacées encroûtantes ont disparu.

Enfin, et surtout, l'horizon supérieur de la dalle corallienne se caractérise par une véritable explosion de Spongiaires (très rares dans la zone éperons-sillons, sauf sous le surplombs) dont beaucoup sont des espèces de grande taille. Nous citerons principalement : *Cliona mucronata*, *Theonella swinhoei*, *Higginsia petrosioides*, *Clathriopsammia cercidochela*, *Petrosia testudinaria*, *Chelonaplysilla naevus*, *Iotrochota purpurea*, *I. baculifera*, *Haliclona cf madrepora*, *Bajalus laxus*, *Callyspongia cf diffusa*, *Axinella carteri*, *Clathria frondifera*, *Ecionemia bacillifera*, *Hemiasterella complicata*, *Tedanione wilsoni*, *Spirastrella inconstans*, *Spirastrella sp.*

Il est à noter que certains des Spongiaires rencontrés sur la dalle de façon régulière, existent aussi sur les parois les plus ombragées (surplombs) de la zone éperons-sillons (VACELET et VASSEUR, 1971).

2 - Horizon moyen (25-35 m.)

Le phénomène bionomique fondamental de l'horizon moyen de la dalle corallienne réside dans la brusque raréfaction des Scléractiniaires, tant en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus. La liste des espèces rencontrées est constituée, en fait, de trois stocks distincts :

a) Espèces trouvées précédemment dans les horizons moins profonds de la pente externe : *Acropora spp*, *Pocillopora damicornis*, *Favia pallida*, *Favites abdita*, *Favites n. sp.*, *Acanthastrea echinata*, *Porites somaliensis*, *Diploastrea heliopora*, *Turbinaria spp.*, *Echinopora gemmacea*, *Montipora sp.*, *Pachyseris speciosa*, *Horastrea indica*.

b) Espèces propres à la dalle corallienne (*Leptoseris incrustans*, *L. scabra*, *L. hawaiiensis*, *L. mycetoseroides*, *Echinophyllia aspera*, *Oxypora lacera*, *Pectinia lactuca*, *Blastomussa merleti*, *Cynarina lacrymalis*,? *Parascolymia vitiensis*).

c) Espèces ahermatypiques ; *Dendrophyllia* n.sp., *Tubastrea micrantha*.

En réponse à la diminution de l'éclairement, la plupart des espèces de Scléractiniaires ont des colonies qui tendent à s'étaler horizontalement. Ceci vaut aussi bien pour les formes branchues ou cespiteuses que pour les formes massives, ces dernières construisant même, lorsqu'elles sont de grande taille, non plus des colonies approximativement hémisphériques, mais de larges dômes aplatis.

Le même phénomène rend compte de la prédominance des espèces encroûtantes ou lamellaires, largement étalées sur le substrat, ou des espèces en coupes très évasées sur les formes se développant normalement dans un plan vertical.

A l'inverse de ce qui est observé pour les Scléractiniaires, l'abondance de la flore algale demeure tout à fait remarquable, dans l'horizon moyen de la dalle corallienne. En effet, l'appauvrissement constaté par rapport à l'horizon précédent (disparition de certaines espèces telles que *Siphonocladus tropicus*, *Caulerpa scalPELLIFORMIS*, *C. taxifolia*, *Halimeda cuneata*, *H. macroloba*, *Liagora* sp., *Amphiroa* sp 2, *Plôcamium cincinnatum*) est compensé par l'apparition d'espèces qui n'existent pas à plus faible profondeur, en particulier *Pseudocodium Devriesii*, *Halimeda tuna*, *Dictyopteris* cf *plagiogramma*, *Mastophora* sp., *Botryocladia* sp 2. Dans l'ensemble, la flore algale joue un rôle bionomique majeur grâce à la forte dominance de quelques espèces, en particulier : *Caulerpa brachypus*, *Halimeda micronesica*, *H. opuntia*, *Trichogloea Requierii*, *Galaxaura* spp., *Mastophora* sp.,

Coelarthrum Borgesenii, *Botryocladia* spp., *Phacelocarpus tristichus*, *Neurymenia fraxinifolia*.

L'importance des Chlorophycées, des *Halimeda* très calcifiées notamment, vient confirmer les travaux de GOREAU (1963) attribuant aux *Halimeda*, en particulier, la possibilité de se développer sur des fonds où l'éclairement est 10-200 fois moindre qu'en surface.

Les Spongiaires que l'on avait vus apparaître brusquement dans l'horizon supérieur de la dalle corallienne, prennent une importance de premier ordre : c'est dans l'horizon moyen, en effet, que leur peuplement est le plus diversifié (augmentation du nombre des espèces) et le plus riche (par le nombre d'individus). On y retrouve les espèces citées dans l'horizon précédent, certaines d'entre elles cependant ne se rencontrant plus qu'exceptionnellement comme *Cliona mucronata*, *Iotrochota baculifera*, *Bajalus laxus*, *Callispongia diffusa* et *Ecionemia bacillifera*. Il s'y rajoute, par ailleurs, un certain nombre d'espèces qui correspondent à deux stocks différents :

a) Espèces caractéristiques de l'horizon moyen (*Tedaniopsammia*, *arenosa*, *Rhizochalina incrustatum*, *Inflatella dura*, *Cacospongia lamellosa*, *Clathria spicata*, *Echinodictyum conulosum*, *Asteropus simplex*, *Myxilla arenaria*, *Ircina* sp, *Psammaplysilla purpurea*, *Raphidophylus* sp. 3).

b) Espèces que l'on retrouvera également dans l'horizon inférieur de la dalle corallienne : *Raphidophylus cervicornis*, *Echinodictyum jousseumei*, *Clathria foliascens*, *Plumohalichondria gardineri*, *Petrosia* sp.

Dans l'ensemble de la faune des Spongiaires de l'horizon moyen, *Clathria foliascens*, *Petrosia testudinaria*, *Spirastrella* sp., *Spirastrella inconstans*, *Petrosia* sp., *Ircina* sp., sont plus particulièrement remarquables par leur forte abondance-dominance moyenne.

Dans ce même horizon moyen de la dalle corallienne, un rôle fondamental est joué par divers groupes de Cnidaires, jusqu'alors peu

représentés : Hydraires, Gorgonaires et Antipathaires notamment.

Les Hydraires sont remarquables par la présence, au sein d'un peuplement riche aussi bien en nombre d'espèces que d'individus, de formes de grande taille : *Halicornaria ferlusi*, *H. gracilicaulis*, *H. hians*, *Thecocarpus flexuosus*, *Thecocarpus* sp., *Lytocarpus phoeniceus*, *Halopteris buski*, *Solanderia crosslandi*, *Dentitheca habereri*.

Pour les Alcyonaires, il ne subsiste plus, entre 25 et 35 m. qu'un seul représentant de la famille des Alcyonidae (*Sinularia notanda*). Les Nephtheidae, surtout représentés par le genre *Morchellana* (*M. gilva*, *M. multispinosa*, *M. nova*, *M. varicolor*) sont par contre, hautement caractéristiques de cet horizon moyen, mais l'élément le plus constant est un Nidaliidae, *Siphonogorgia hicksoni*, que l'on retrouvera jusqu'à la limite inférieure de la pente récifale externe.

Les Gorgonaires sont pratiquement absents de l'horizon supérieur de la dalle corallienne. Ils deviennent, dans l'horizon moyen, l'un des éléments dominants du peuplement, du fait surtout du grand nombre de colonies. La liste des espèces, en effet, est relativement modeste, mais on peut distinguer encore trois stocks ayant chacun une signification particulière :

a) Espèces qui paraissent restreintes à l'horizon moyen : *Junceella juncea*, *Muricella rubra*, *M. perramosa*, *Ellisella ramosa*, *Bebryce acanthoïdes*.

b) Espèces qui sont déjà présentes dans l'horizon supérieur (et qui ne descendent pas au-dessous de 35 m.) : *Muricella arborea*, *M. complanata*.

c) Enfin, une espèce très abondante, et qu'il demeure jusqu'au bas de l'horizon inférieur de la dalle : *Bebryce densa*.

La zonation présentée par les Antipathaires est moins nette que celle observée chez les groupes précédents :

- deux d'entre les espèces occasionnellement rencontrées dans la zone éperons-sillons (*Antipathes myriophylla*, *Cirripathes anguina*) se retrouvent sur la dalle corallienne, où elles sont surtout abondantes dans les horizon moyen et inférieur,

- quatre autres espèces limitées à la dalle corallienne (*Antipathes reticulata*, *A. abies*, *A. dichotoma*, *Aphanipathes pen-nacea*) sont elles aussi plus particulièrement représentées dans les horizons moyen et inférieur.

Du fait de cette coïncidence, des zones d'abondance-dominance maximale de leurs représentants, les Antipathaires sont un élément bionomique majeur de la dalle corallienne (horizon moyen et horizon inférieur).

3 - Horizon inférieur (35 - 55 m.)

Le peuplement de la partie inférieure de la dalle est, dans son ensemble, assez semblable à celui de l'horizon moyen.

Les Scléractiniaires sont représentées par les espèces appartenant aux stocks b) et c) définis dans l'horizon moyen, auxquelles s'ajoutent un petit nombre d'espèces largement réparties sur la pente externe (*Pachyseris speciosa* et *Horastrea indica*, par exemple). Comme dans l'horizon précédent, les abondances-dominances moyennes demeurent faibles ; si l'on excepte les formes ahermatypiques, la quasi totalité du peuplement est représenté par trois familles et huit genres seulement :

- Agariciidae (*Leptoseris*, *Pachyseris*),
- Pectiniidae (*Echinophyllia*, *Oxypora*, *Pectinia*),
- Mussidae (*Blastomussa* et des formes solitaires : *Cynarina*,
? *Parascolymia*).

La flore algale diffère peu de celle de l'horizon précédent. La plupart des espèces toutefois sont plus rares qu'entre 25 et 35 m., alors qu'au contraire *Halimeda micronesica*, *Caulerpa Brachypus*, *Peyssonellia conchicola*, *Botryocladia cf. madagascariensis*, *Botryocladia* sp. 1, *Botryocladia* sp. 2, gardent une forte dominance jusqu'à la limite inférieure de la dalle corallienne.

Les Spongiaires montrent une nette diminution du nombre des espèces, ils ne sont plus représentés que par le stock b) défini ci-dessus pour l'horizon moyen, auquel s'ajoutent des espèces à large répartition telles que *Theonella swinhoei*, *Clathriopsamma cercidochela*, *Petrosia testudinaria*, *Haliclona cf. madrepora*, *Spirastrella* sp.

L'importance relative des Hydraires, déjà forte dans l'horizon précédent, s'accroît encore sensiblement. En particulier, vers la limite inférieure de la dalle corallienne apparaissent de nombreuses colonies de *Lytocarpus singularis*.

Les Gorgonaires représentent l'élément dominant du peuplement de l'horizon inférieur de la dalle corallienne, tant du fait de la diversification des espèces que du nombre des colonies. La plupart des espèces rencontrées (*Echinogorgia pseudosassapo*, *Echinomuricea ramosa*, *E. andamanensis*, *Gorgonia reticulatum*, *G. umbella*, *Villogorgia ceylonensis*, *Bebryce hicksoni*) paraissent restreintes à la partie la plus profonde de la dalle. Seule *Bebryce densa*, toujours très abondante, avait été rencontrée dans l'horizon moyen.

Les Alcyonaires sont peu importants en-dessous de 35 m. Trois espèces (*Stereacanthia indica*, *Umbellulifera striata*, *Telesto* sp. 2) paraissent limitées à cet horizon.

La composition de la faune d'Antipathaires est identique à celle de l'horizon précédent. On note toutefois, une diminution de l'abondance d'*Antipathes abies*, alors que les espèces à grandes colonies ramifiées sont comparativement plus nombreuses que dans l'horizon précédent.

Signalons enfin que la partie inférieure de la dalle corallienne se caractérise par la présence d'un curieux peuplement d'Echinodermes, constitué par l'Astérie *Mithrodia clavigera* et l'Holothurie *Pseudocolochirus bicolor*.

Ces deux espèces vivent sur le peu de sédiment "piégé" par les Invertébrés sessiles ou les Algues à port dressé. Bien que les substrats solides soient largement prépondérants, on observe néanmoins localement des dépôts sédimentaires sur la dalle, et notamment des cuvettes de sable biodétritique plus ou moins envasé. L'étude de l'endofaune de ces cuvettes sédimentaires n'entre pas dans le cadre du présent travail. Nous signalerons simplement, l'existence à la surface du sédiment, de nodules (Rhodolithes) de Corallinacées encroûtantes (*Sporolithon* cf. *sibogae*) et de Scléractiniaires libres (*Diaseris distorta*, *Heteropsammia michelini*, *Sphenotrochus* n. sp., *Trachyphyllia geoffroyi*).

La dalle corallienne se termine vers 50 m. par un tombant subvertical de 2 à 3 m. de hauteur, qui est localement entaillé par une encoche de plus de 1,5 m. de profondeur. Le rebord du tombant, présente, outre les espèces que nous venons de signaler, un curieux peuplement à dominance d'Hydrocoralliaires (*Stylaster duchassaingii*) et de Bryozoaires (*Tropidozoum* sp.).

Au-delà de 52-53 m., la dalle corallienne fait place à un talus détritique parsemé de blocs rocheux émergeant du sédiment. Sur ce dernier, on note la présence de Gorgonaires *Semperina brunnea* et *S. rubra*.

Les blocs portent un peuplement sessile tout à fait comparable à celui de la dalle corallienne (horizon inférieur), peuplement dont il apparaît, en fait, qu'il n'est pas spécifiquement récifal. On peut signaler en particulier, sur ces blocs du talus détritique, une faune de Spongiaires, avec, notamment, un aspect à *Axinella donnani*.

II - LE PLATIER EXTERNE

La morphologie du platier externe est, dans ses grands traits, relativement homogène tout le long du Grand Récif, au moins pour ce qui concerne les figures morphologiques primaires. Par contre, il existe, dans le détail, des figures d'importance mineure du point de vue géomorphologique, mais qui constituent autant de biotopes différents, dont le peuplement est analysé séparément.

Ces figures mineures peuvent être soit constamment présentes sur le platier externe, soit au contraire, rares et très localisées. L'étude des peuplements du platier externe est faite sur un secteur "synthétique", rassemblant toutes ces figures morphologiques (Fig. 37). Enfin, la plateforme supérieure des éperons se divise, d'un point de vue bionomique, en quatre zones distinctes : périphérie de la partie externe de la plateforme, zone antérieure, zone médiane, zone postérieure.

A/ Périphérie de la partie externe des éperons

La périphérie de la plateforme supérieure des éperons correspond à la rupture de pente entre platier récifal et pente externe. Dans la partie externe, la plus exposée, on y retrouve donc le peuplement décrit à propos de la pente externe (horizon supérieur des éperons et sillons) et qui caractérise les "bordures de pente de mode battu", peuplement composé essentiellement d'*Acropora* très polymorphes (*A. decipiens*, *A. rotumana*, *A. danai*, *A. cf. penguins*), de *Pavona clavus* et de *Millepora platyphylla*.

B/ Partie antérieure de la plateforme supérieure des éperons

La partie antérieure de la plateforme supérieure des éperons présente un peuplement composé pratiquement exclusivement de Scléractiniaires et de Corallinacées encroûtantes, et il s'agit là encore d'un peuplement paucispécifique.

Pour les Scléractiniaires, *Acropora humilis* domine largement. Il est suivi de *Pocillopora brevicornis setchelli*, *Pocillopora verrucosa*, *Goniastrea retiformis* (localement abondant) et *Stylophora mordax*.

Dans l'ensemble du Grand Récif, Scléractiniaires et Corallinacées encroûtantes, ont chacun un taux de recouvrement de l'ordre de 50 %, pour la zone considérée. Localement, l'un ou l'autre des deux groupes peut devenir plus important (le taux de recouvrement atteignant 60 à 65 % de la surface), sans que l'on puisse relier ces différences à une variation détectable de l'un quelconque des facteurs du milieu.

C/ Partie médiane de la plateforme supérieure des éperons

Le peuplement de base de la partie médiane de la plateforme supérieure des éperons est identique à celui de la zone précédente. On note simplement :

- une tendance à la diversification, chez les Scléractiniaires,
- l'apparition d'un petit nombre d'autres groupes, représentés seulement par quelques espèces.

Scléractiniaires : Au peuplement de la zone précédente s'ajoutent : *Galaxea fascicularis*, *Echinopora gemmacea*, *Acropora corymbosa* et, de façon accidentelle, *Hydnophora microconos*, *Montipora informis* ;

Pour les autres groupes on doit signaler d'abord des Alcyonaires, avec principalement *Sinularia whiteleggei*, *S. marenzelleri*, *Lobophytum patulum*, *L. meandriforme*, *L. depressum*.

Ces espèces forment toutes de grandes colonies encroûtantes s'étalant largement sur les éperons, en recouvrant des surfaces de plusieurs mètres carrés. On trouve également un Zoanthaire, *Palythoa liscia* couvrant également de larges surfaces. Enfin, la Phéophycée *Turbinaria decurrens*, déjà présente sur la pente externe, subsiste dans ces modes très battus, mais sous un état rabougri.

D/ Partie postérieure de la plateforme supérieure des éperons

La partie postérieure de la plateforme supérieure des éperons marque déjà, surtout dans sa moitié interne, le passage vers l'enselement externe :

- La dominance des Corallinacées encroûtantes, ainsi que celle d'*Acropora humilis*, de *Pocillopora brevicornis setchelli* et des Alcyonaires diminue, au profit des autres espèces de Scléractiniaires citées dans la zone précédente (voir C) et des Zoanthaires. Pour ceux-ci, outre *Palythoa liscia*, toujours abondant, on peut mentionner *Palythoa capensis* (couvrant aussi de grandes surfaces, grâce à la juxtaposition des colonies) ainsi que *Palythoa multisulcata* et *Zoanthus sansibaricus*, ces deux dernières espèces étant peu fréquentes.

- Dans cette même zone, l'Algue *Turbinaria decurrens* peut être localement abondante, particulièrement en saison chaude, saison pendant laquelle se développe également *Sargassum* sp.

- Il est à signaler que, sur l'ensemble de la plateforme supérieure des éperons (zones B, C, D, ci-dessus) existe un stock d'espèces vagiles de grande taille, dont la plupart des représentants sont, en fait "sédentaires", et vivent dans les nombreux interstices résultant de l'intensité et de l'irrégularité des processus de concrétionnement. Les principaux composants de cette faune vagile ou sédentaire sont les suivants :

Echinodermes :

Heterocentrotus mamillatus (zones B, C, D,)

L'Holothurie H_{12} (zone D)

Linckia laevigata (zone D)

Linckia multifora (zone D)

Gastéropodes :

Vasum turbinellus (zones B, C, D)

Lambis crocata (zones C et D)

Cassis rufa (zones C et D)

<i>Turbo petholatus</i>	(zones C et D)
<i>Turbo marmoratus</i>	(zones C et D)
<i>Turbo argyrostomus</i>	(zones C et D)
<i>Cypraea caput-serpentis</i>	(zones C et D)

On notera enfin, la présence du Gastéropode *Ovula ovum* sur les Alcyonaires (*Sinularia*), dont il se nourrit préférentiellement (zone C) et du grand Pélécypode *Tridacna crocea* (zone D).

E/ L'ensellement externe

L'ensellement externe est caractérisé par la diminution de l'activité concrétionnante des organismes constructeurs (Corallinacées encroûtantes tout particulièrement). Les organismes destructeurs, au contraire, ont une action prépondérante qui se traduit par la topographie en creux et irrégulière de cette zone. Du fait de sa morphologie (rétention d'une nappe d'eau aux grandes basses mers) et du fait du mode (moins battu que sur la plateforme des éperons), l'ensellement externe présente un peuplement complètement différent de celui des zones précédentes.

Les Scléractiniaires (*Acropora humilis*, *Pocillopora brevicornis setchelli*), Alcyonaires (*Lobophytum*, *Sinularia*) et Corallinacées encroûtantes de mode battu jouent dans cette partie du platier un rôle mineur, l'essentiel du peuplement se composant de divers Anthozoaires et d'Algues molles.

Scléractiniaires : la faune est relativement diversifiée, mais composée d'espèces peu caractéristiques (*Montipora verrucosa*, *M. informis*, *Acropora corymbosa*, *Pavona varians*, *Hydnophora microconos*, *Platygyra daedala*, *Favia pallida*, *Favites abdita*, *F. pentagona*, *Acanthastrea echinata*, *Cyphastrea microphthalma*, *Turbinaria* sp., *Goniopora* sp.

Alcyonaires : ils sont peu nombreux et représentés essentiellement par *Alcyonium molle*, *A. simplex* ainsi que *Lemnalicia flava*, *L. elegans*, *L. laevis*.

Algues : Le peuplement végétal fondamental de l'ensellement externe est constitué par des Rhodophycées (*Liagora* spp., *Amphiroa* spp., *Plocamium glomeratum*, *Eucheuma edule*, *E. cf. speciosum*, *Gigartina* spp., *Jania cf. rubens*, *Amansia glomerata*, *Laurencia* spp.) généralement de petite taille formant un "gazon" plus ou moins dense. Les Phéophycées (*Pocockiella variegata*, *Padina gymnospora*, *Turbinaria decurrens*, *Sargassum* sp.) montrent, en particulier les deux dernières espèces citées, un maximum estival de développement très net. Il en est de même pour les Chlorophycées, moins abondantes, mais cependant présentes partout, avec notamment *Halimeda cuneata*, *H. opuntia* et *Chlorodesmis cf. Hildebrandtii*. Localement, l'ensellement externe est envahi par *Ulva* sp. 2 dont la densité est responsable de la couleur verte dominant dans cette partie du platier. En plus des variations d'abondance saisonnières, les peuplements d'Ulves présentent d'importantes fluctuations d'une année à l'autre. Leur abondance relative est peut-être à relier au régime des fleuves, dont les eaux chargées de matières organiques baignent les édifices récifaux, en période de crues estivales.

Sur les deux rebords de l'ensellement, se localisent quelques échantillons disséminés du Spongiaire *Phyllospongia foliascens*. Cette espèce, occasionnellement accompagnée d'*Ulva* sp. 2 transgresse parfois l'arrière de la zone D (partie postérieure de la plateforme supérieure des éperons).

On doit signaler enfin, au niveau de l'ensellement externe de la partie médiane du Grand Récif (Ampasy foty), l'existence d'un "îlot" d'*Acropora* branchus (*A. arbuscula*, *A. pharonis*) vivants, d'une surface de 150 m² environ.

Nous verrons ultérieurement quelle est la signification de la présence de ces *Acropora* dans l'ensellement externe.

Dans ce même secteur, la Phanérogame *Thalassodendron ciliatum* a pu s'établir sur le platier externe, où elle forme une tache d'une centaine de mètres carrés, en dehors de toute zone de déversoir. Cette implantation est exceptionnelle à Tuléar, et il n'y a, bien sûr, rien de comparable avec les installations de Phanérogames observées sur les platiers externes des récifs du Nord Ouest de Madagascar et qui forment de véritables "herbiers externes" (BATTISTINI, 1960, PICHON, 1971).

F/ Le glacis récifal

Le glacis récifal est une dalle organogène en pente faible vers le large, construite par des Corallinacées encroûtantes et par un petit Gastéropode Vermetidae du genre *Dendropoma*. Son peuplement se caractérise par une extrême pauvreté en Scléractiniaires (seules quelques espèces encroûtantes ou massives y sont régulièrement présentes : *Favia pallida*, *F. stelligera*, *Montipora* sp.).

De même, les Alcyonaires sont représentés uniquement par des petites colonies, plus ou moins disséminées de *Tubipora musica* (qui n'existe pas dans les zones situées plus à l'extérieur).

Seules les Algues, et plus particulièrement les Rhodophycées sont importantes. En fait, le peuplement algal du glacis récifal, dans lequel domine *Jania* cf. *rubens*, est très comparable à celui de l'"algal turf" des plateformes infralittorales non récifales. En dehors des Rhodophycées (parmi lesquelles les *Eucheuma* ont disparu) on retrouve également les Chlorophycées *Chlorodesmis* cf. *Hildebrandtii* et localement, *Ulva* sp. 2, à laquelle se mélange, vers le haut de la zone, *Ulva* sp. 1.

Le Spongiaire *Phyllospongia foliascens*, déjà présent dans la zone précédente, se retrouve sur le glacis récifal où il est, en règle générale, disséminé. Cette espèce est surtout abondante dans les zones d'écoulement laminaire de l'eau sur le platier externe, mais toutefois, dans la partie haute du glacis, elle est relayée par une autre *Phyllospongia* : *P. papyracea*. Dans les zones E et F du platier externe, se retrouvent quelques unes des espèces de la faune vagile présentes dans la zone supérieure des éperons et, en particulier, les Echinodermes : *Linckia laevigata*, *L. multifora*, H_{12} , auxquelles on peut rajouter l'Astérie *Nardoa alveolata*.

G/ Les fissures de jaillissement et les trous souffleurs

Nous ne reviendrons pas ici sur l'origine des fissures de jaillissement et trous souffleurs du platier externe, origine étudiée à Tuléar par PICHON (1964) et par VASSEUR (1964). D'un point de vue bionomique, la périphérie des orifices du platier externe se caractérise par un peuplement particulier qui varie avec l'intensité des coups de pression provoquant le jaillissement vertical de l'eau :

1) Ouvertures étroites, jaillissements violents (cas des trous souffleurs typiques) : le peuplement se réduit à deux espèces : *Millepora platyphylla* sur le rebord du trou souffleur ; *Palythoa liscia* formant une auréole autour de l'orifice, dans la zone d'écoulement de l'eau projetée sur le platier.

2) Ouvertures de taille modérée (fissures, certains trous souffleurs) : si quelques *Millepora platyphylla* subsistent encore sur le rebord, *Palythoa liscia* par contre, a totalement disparu. L'essentiel du peuplement est constitué par les espèces d'*Acropora* très polymorphes de la périphérie externe des éperons (*Acropora decipiens*, *A. danai*, *A. rotumana*, etc, ...). Il s'agit, rappelons le, du stock d'espèces caractéristiques des "bordures de pente de mode battu".

3) Ouvertures importantes, pas de véritables jaillissements (fissures de grande taille, cheminées) : le peuplement de la périphérie des orifices de grande taille est tout à fait analogue à celui de la bordure de figures morphologiques telles que vasques résiduelles. L'analyse de ce peuplement sera faite sous le paragraphe J, ci-dessous.

H/ Les banquettes résiduelles

Les banquettes résiduelles sont des parties du platier externe surélevées de 1 à 2 dm au-dessus du niveau normal. Elles ont une forme très allongée perpendiculairement au front récifal (plusieurs mètres) et sont relativement étroites (0,5 à 1 m.). L'origine et la signification de ces banquettes seront expliquées ultérieurement. Elles sont constituées par les restes en place d'*Acropora* branchus, dont les extrémités sommitales ont été arasées, puis cimentées par une Corallinacée encroûtante. Le peuplement est essentiellement algal et tout à fait comparable à celui du glacis récifal (Rhodophycées diverses, plus ou moins gazonnantes, parmi lesquelles domine nettement *Jania* cf. *rubens*).

Dans la partie la plus externe de ces banquettes (et bien qu'elles découvrent totalement aux basses mers de vives eaux) on retrouve les *Eucheuma* (*E. edule*, *E. cf. speciosum*) de l'ensellement externe.

I/ Les cônes d'épandage

Les cônes d'épandage sont des zones situées dans les rentrants de la levée détritique, entre deux dômes consécutifs, juste en avant des digues filtrantes. Ce sont des formations en léger relief, un peu bombées, constituées de blocs issus de la levée détritique et cimentés en dalle organogène. Ils ne se distinguent du glacis que par leur possibilité d'exondation (à peine plus importante) et par les modalités -très complexes dans le détail- de l'écoulement des eaux, en période de jusant principalement.

Leur peuplement est celui des parties les plus hautes du glacis récifal (couverture de Rhodophycées à dominance de *Jania*, aspects à *Tubipora musica* et à *Phyllospongia papyracea*). On note, de plus une grande abondance de la Polychète *Eurythoe complanata*.

Les cônes d'épandage sont un des éléments des couloirs de marée, et, d'un point de vue purement morphologique, se rattachent aux formations de la levée détritique. Leur peuplement cependant, les rapproche davantage du platier externe, bien qu'il renferme occasionnellement des espèces caractéristiques des déversoirs ou des seuils (proximité des digues filtrantes) telles que *Tripneustes gratilla* ou *Mytilus auriculatus*.

J/ -a) Tranchées et J/ -b) Vasques témoins

Tranchées et vasques témoins présentent des parois verticales d'une hauteur modeste, ne dépassant pas 3 m. Le peuplement de ces parois se divise en :

- un peuplement de rebord (rupture de pente entre platier et paroi) qui se compose essentiellement d'*Acropora pharaonis*, auquel s'ajoutent divers Seriatoporidae : *Pocillopora danae*, *P. verrucosa*, *Stylophora pistillata*, *Stylophora mordax* ;

- un peuplement des parois proprement dites, qui est analogue à celui de la partie haute de la paroi des éperons, dans l'horizon supérieur de la pente externe. Cependant, le mode (plus calme dans les tranchées et les vasques témoins que sur la pente externe) autorise la prolifération de certaines espèces de Scléractiniaires, telles que *Echinopora gemmacea* et surtout *Montipora foliosa*.

K/ Rigoles de drainage périphérique des dômes

Du fait de la permanence de l'écoulement à marée basse de l'eau de ressuyage de la levée détritique, le fond des rigoles de drainage des dômes est laissé à nu, montrant la dalle organogène du glaci, ou est recouvert d'Ulves (*Ulva sp. 1* et *Ulva sp. 2*).

L/ Couloirs d'alimentation de la levée détritique

Les couloirs d'alimentation de la levée détritique, composés de blocs en transit (ou en dépôt momentané, entre deux phases de transport) sont en fait, à rattacher à la levée détritique elle-même, tant par leur morphologie que par leur peuplement. Nous ne les signalons qu'en raison de leur position topographique, qui les fait traverser le platier externe dans toute sa longueur.

III - LA LEVEE DETRITIQUE

Deux grands types de levée détritique existent sur le Grand Récif de Tuléar : levée détritique en dômes et levée détritique en remparts. Lorsqu'il existe deux remparts successifs, le plus interne est généralement constitué d'éléments de taille centimétrique, et la faune sessile est totalement absente.

a) L'un des intérêts bionomiques majeurs de la levée détritique est de présenter un peuplement référentiel à l'étage Médiolittoral -et c'est le seul endroit du récif où il en soit ainsi. Un peuplement à *Ralfsia sp.* et *Tetracrita serrata* (horizon inférieur de l'étage Médiolittoral) est en effet, observé sur les blocs les plus gros (donc relativement immobiles) déposés au sommet des dômes.

b) Dans les parties périphériques, plus basses et fréquemment envahies par *Ulva* sp. 1, le peuplement infralittoral sessile de la paroi des blocs est constitué d'espèces (déjà trouvées sur le glacis récifal) supportant ou exigeant une certaine circulation de l'eau, telles que *Tubipora musica*, *Phyllospongia papyracea*, *Palythoa capensis*. D'autres espèces, comme *Isaurus spongiosus* recherchent les zones de transit de particules sédimentaires relativement grossières. Ce type de peuplement de la périphérie des dômes est un appauvrissement, ou un aspect larvé, de ce qui est observé à la fois sur le glacis récifal, et dans les couloirs de marée séparant les dômes. Par ailleurs, la base des blocs (sur leurs faces exposées) ainsi que le substrat entre les blocs présentent un encroûtement de *Dermatolithon* sp., souvent associé à *Dendropoma* sp.2.

c) Les faces inférieures des blocs abritent un peuplement sessile infralittoral à affinités sciaphiles (PLANTE, 1964 ; VASSEUR 1964) composé essentiellement :

- de Foraminifères (*Homotrema rubrum*, *Carpenteria monticularis*),
- de Spongiaires (une vingtaine d'espèces, avec principalement *Tethya seychellensis*, *Iotrochota purpurea*, *I. baculifera*, *Myrmekioderma granulata*, *Chondrilla nucula*, *Chondrosia debilis*),
- de Tuniciers (*Polyclinum macrophyllum*, *Eudistoma moebiusi*, *Leptoclinides tulearensis*, *Trididemnum roseum*).

Les Hydraires (*Dynamena crisioides*), Cirripèdes (*Tetraclita costata*), Polychètes (*Salmacina dysteri*) et Pélécypodes (*Chama asperella*, *Arca imbricata*, *Arca afra*) entrent pour une part plus réduite dans la composition de ce peuplement sciaphile. Il en est de même des Scléractiniaux, représentés par *Tubastrea aurea* (rare), *Culicia cuticulata*, (peu abondant mais toujours présent) *Paracyathus* sp. et (?) *Phyllangia pallida*, toutes ces espèces étant, bien entendu ahermatypiques.

Il existe également au niveau de la levée détritique toute une faune vagile qui, à marée basse, se réfugie sous les blocs, ou dans les interstices entre les éléments détritiques de plus petite

taille. Cette faune vagile comprend principalement :

- des Gastéropodes : *Bursa granifera*, *Cerithium moniliferum*, *Leptothyra gastroi*, *Columbella azora*, *Engina mendicaria*, *Trochus carinifer*, *Clanculus pharaonius* ;

- des Ophiures : *Macrophiotrix longipeda*, *Ophiocoma scolopendrina*, *Ophiarthrum pictum*, *O. elegans*, *Ophiarachnella septemspinosa*, *O. gorgonia*, *Ophionereis parreeta* ;

- des Décapodes Brachyours : *Menoethius monoceros*, *Schizophrys aspera*, *Kraussia rugulosa*, *Zoymus aeneus*, *Acaea tormentosa*, *Lachnopus subacutus*, *Liocarpilodes armiger*, *Epixanthus frontalis*, *Eriphia sebana* ;

- des Stomatopodes : *Gonodactylus lancesteri*, *G. smithii*.

d) Les couloirs de marées

Le fond des couloirs de marée est le siège de processus intenses de concrétionnement organogène, dans le détail desquels nous n'entrerons pas, et qui conduisent notamment à la formation des digues filtrantes. Du fait de la quasi permanence d'un écoulement d'eau, le fond des couloirs de marée échappe presque totalement à l'exondation.

En conséquence, les Scléractiniaires y sont relativement bien représentés. On observe surtout des colonies de petite taille, encroûtantes ou massives : *Psammocora haimiana*, *Turbinaria* sp., *Hydnophora microconos*, *Porites somaliensis*, *Montipora* cf. *informis*, *Platygyra daedala*, *Favites abdita*, *Goniastrea retiformis*, *Stylophora pistillata*, *Galaxea fascicularis*.

Les couloirs de marée se caractérisent également par la présence d'un stock d'espèces qui est, en fait, lié aux écoulements laminaires de l'eau à basse mer.

Ce stock comprend : *Tubipora musica*, *Phyllospongia papyracea*, *Tripneustes gratilla*, *Mytilus auriculatus*.

Des aspects de ce même type de peuplement, qui revêt dans les couloirs de marée sa meilleure expression, ont été notés sur le platier externe (partie supérieure du glacis et cônes d'épendage) et dans la levée détritique, à la partie périphérique des dômes.

Signalons enfin, que les Echinodermes *Cyclita schmidelliana* et *Echinometra mathaei* (ce dernier creusant des cupules dans le calcaire organogène) sont régulièrement présents dans la partie interne des couloirs de marée (digue filtrante, mares résiduelles).

Dans certaines zones du Grand Récif, *Ulva* sp. 1 envahit la presque totalité des substrats solides disponibles.

IV - LES FORMATIONS CONSTRUITES DU PLATIER INTERNE ET LA DEPRESSION MEDIANE

Les formations construites du platier interne, qui s'étendent sur environ la moitié de la largeur de celui-ci, résultent de l'activité concrétionnante des Scléractiniaires. Il s'agit, en fait, de peuplements établis secondairement sur le substrat récifal préexistant, grâce à l'existence, à basse mer, d'une retenue d'eau épirécifale, entre la levée détritique et l'accumulation sableuse.

D'un point de vue morphologique, les formations construites du platier interne peuvent être classées en quatre types : platier compact, platier à alignements coralliens et couloirs sableux, platier à éléments dispersés, platier à microatolls (CLAUSADE & al 1971).

Nous rajouterons un cinquième type morphologique, le platier en réseau, surtout développé dans le secteur Centre Sud (d'Antseteky à la crique Sud). Si les différences d'ordre morphologique sont très marquées sur le platier interne il n'en est pas de même des peuplements qui, pour l'ensemble des formations construites du platier interne, sont relativement homogènes (ceci est surtout valable pour le platier

compact, le platier en réseau, le platier à alignements).

Il n'existe pas de coupure faunistique ou floristique majeure entre ces diverses subdivisions, et l'on observe seulement une modification progressive des rapports de dominance entre espèces et qui traduit une variation continue de la composition du peuplement. Celle-ci est liée, en dernière analyse, au gradient sédimentologique (diminution de la taille moyenne des particules et augmentation de l'importance des dépôts sédimentaires) existant entre la levée détritique et l'accumulation sableuse.

Les formations construites du platier interne sont arasées à leur sommet, du fait de l'exondation à basse mer, et leur partie supérieure est très nécrosée, conférant à toute cette zone un aspect de pauvreté faunistique accusé. Il ne s'agit là que d'une apparence : les concrétionnements dus aux Scléractiniaires sont extrêmement anfractueux, laissant entre eux de nombreux interstices aux formes compliquées, dans lesquels les coraux sont très abondants. Le platier à alignements, en particulier, est l'un des biotopes dans lequel la diversité spécifique des Scléractiniaires est maximale (58 espèces de Scléractiniaires).

Les espèces dominantes forment localement des taches tendant au "peuplement pur" (ou monospécifique) soit par prolifération de colonies isolées, soit par formation de supercolonies. Ces peuplements purs se relaient d'un endroit à l'autre.

A/ Platier compact et platier en réseau

Dans le platier compact et le platier en réseau dominent les formes massives (*Porites somaliensis*, *P. solida*, *P. (Synaraea) iwayamaensis*, diverses espèces de *Favia* et de *Favites*), ainsi que *Echinopora gemmacea*, *Goniastrea retiformis*, *Platygyra daedala*, *Leptoria phrygia*, *Leptastrea purpurea*, *L. bottae*, *L. immersa*. Quelques Fungidae (*Fungia scutaria*, *F. fungites*, *F. repanda*) vivent

en général en dehors de tout contact avec le sédiment, dans les interstices laissés libres par le concrétionnement. Celui-ci est d'ailleurs très intense, et une Corallinacée encroûtante *Neogoniolithon* cf. *Fosliei* y contribue fortement.

Cette espèce, en effet, est à l'origine de dépôts ou d'encroûtements calcaires atteignant plusieurs dm d'épaisseur, d'autant plus abondants que l'on est plus proche de la levée détritique (*Neogoniolithon* cf. *Fosliei* existe jusqu'au niveau du platier à éléments dispersés).

B/ Platier à alignements coralliens

Les formes de croissance se diversifient, par apparition de nombreuses espèces branchues, lamellaires, cespiteuses ou encroûtantes.

- Espèces branchues (rebord ou paroi des couloirs sableux) : *Acropora pharaonis*, *A. palifera*, *Porites nigrescens*, *P. andrewsi*, *Montipora edwardsi*,

- Espèces lamellaires : *Mycedium elephantotum*, *Echinophyllia aspera*, *Merulina ampliata*, *Echinopora gemmacea*, *E. lamellosa*, *Turbinaria* cf. *stephensoni*, *Pachyseris speciosa*,

- Espèces cespiteuses : *Lobophyllia corymbosa*, *Galaxea fascicularis*.

On retrouve de plus, dans le platier à alignements, toutes les espèces du platier compact, ainsi que des espèces à très large répartition, telles que *Stylophora pistillata* et *Pocillopora danae*.

Il n'existe pas de véritable relai d'espèces dominantes, dans cette zone du platier interne, lorsque l'on se déplace de l'extérieur vers l'intérieur. Ainsi que nous l'avons déjà indiqué plus haut, certaines espèces sont particulièrement développées en diverses zones, suivant une distribution en mosaïque qui est d'ailleurs peu apparente,

en raison de la grande diversité spécifique rencontrée. Les espèces dominant localement sont les suivantes : *Goniastrea retiformis*, *Galaxea fascicularis*, (surtout près du platier compact), *Acropora palifera*, *Pavona divaricata*, *P. danai*, *P. decussata*, *P. cactus*, *Porites nigrescens*, *Psammocora contigua*.

Dans les interstices des formations construites du platier compact, du platier en réseau ou du platier à alignements, existe une petite espèce, *Stylocoeniella guentheri*, encroûtant les bases mortes des colonies plus grandes. Bien qu'elle passe souvent inaperçue, *Stylocoeniella guentheri* n'est, en fait, pas rare dans ces types de formations.

C/ Platier à éléments dispersés

Le platier à éléments dispersés représente un aspect appauvri du peuplement de la zone précédente. Ceci est essentiellement dû au fait que les alignements coralliens perdent leur unité et se fragmentent en un certain nombre d'amas coralliens de plus en plus petits, et de plus en plus éloignés les uns des autres. Les Scléractiniaires sont surtout des formes massives ou encroûtantes, vivant en petites colonies isolées sur le substrat ou recouvrant un bloc mort : divers *Favites* et *Favia*, *Porites somaliensis*, *Platygyra daedala*, *Goniastrea retiformis*, *G. pectinata*, *Acropora palifera*, *Turbinaria* sp., *Hydnophora microconos*, *Pavona decussata*.

D/ Platier à microatolls

Le passage au platier à microatolls, dont le peuplement est à nouveau un appauvrissement de la zone précédente, se fait également de façon graduelle. Outre les microatolls caractéristiques, on observe diverses espèces de Scléractiniaires, normalement massives, et à l'occasion capables, elles aussi, de former des microatolls (au même

titre d'ailleurs, qu'une forme foliacée comme *Pavona decussata*, ou même *Millepora platyphylla* !). Mais le type le plus achevé de microatoll est surtout réalisé par les *Porites* (*P. somaliensis* à Tuléar). Nous ne reviendrons pas sur le mode de formation de ces microatolls, problème que nous avons déjà traité par ailleurs (PICHON 1964).

Il est à noter que, sur une période de quelques années, le platier à microatolls peut être localement transgressé par les dépôts sédimentaires de la partie la plus interne du platier. Réciproquement des périodes de démaigrissement de l'accumulation sableuse mettent à nu d'anciennes zones de platier à microatolls.

E/ La dépression médiane

La dépression médiane peut remplacer tout ou partie des formations construites du platier interne, notamment platier à microatolls et platier à éléments dispersés. Elle présente, d'un point de vue bionomique, de nettes affinités avec ce dernier. Les formations construites n'y sont pas arasées (du fait de la hauteur d'eau plus importante que sur le platier construit) et la faible importance des dépôts sédimentaires est un facteur favorable au développement des Scléractiniaires.

En conséquence, la dépression médiane présente un peuplement corallien plus riche que celui du platier à éléments dispersés (*Favia favius*, *Favites virens*, *Symphyllia recta*, *Lobophyllia costata*, *Acropora hyacinthus*, *Coscinarea monile*, *Pocillopora danae*, *P. elegans*, *Stylophora pistillata* sont parmi les espèces les plus fréquentes). Là encore, il n'apparaît cependant pas possible de dégager un stock d'espèces caractéristiques de cette zone.

En conclusion, l'étude de la répartition des Scléractiniaires sur le platier interne montre :

1) que malgré des différences morphologiques évidentes, il ne se dégage pas de zonation définie, pour les divers éléments du platier à formations construites : la plupart des espèces sont largement réparties sur l'ensemble du platier interne ;

2) qu'il n'existe pas d'espèces de Scléractiniaires caractéristiques des peuplements des formations construites du platier interne ; toutes ces espèces, en effet, ont été retrouvées sur les pentes récifales (pente interne et pente externe, à partir de l'horizon moyen).

Faune et flore d'accompagnement

Si la diversité spécifique est importante pour les Scléractiniaires, au niveau des formations construites du platier interne, il en est de même en ce qui concerne la flore et la faune d'accompagnement. Le rôle des divers groupes faunistiques ou floristiques dans le peuplement peut être schématisé de la façon suivante :

- Algues Corallinacées

Nous avons déjà indiqué l'abondance et l'importance des concrétions de *Neogoniolithon* cf. *Fosliei*, dans le platier interne et le platier en réseau, au voisinage de la levée détritique. Cette espèce disparaît graduellement lorsque l'on se déplace vers l'accumulation sableuse, mais d'autres Corallinacées (à thalles libres celle-ci) prennent le relais : *Lithophyllum molluccense* et *Lithothamnium erubescens*. A l'inverse du *Neogoniolithon*, l'abondance de ces deux espèces croît, lorsque l'on passe du platier compact à l'accumulation sableuse. On les retrouve localement dans les herbiers épirécifaux de Phanérogames marines (PICARD 1967) où elles sont parfois dénommées "faux maërl" (THOMASSIN, 1971).

- Autres Algues

Nous signalerons tout d'abord l'existence, dans les formations construites du platier interne, de *Peyssonnelia calcea*, d'ailleurs assez rare.

Les autres Rhodophycées sont représentées par des espèces de petite taille (*Liagora ceranoides*, *L. valida*, *Galaxaura dilatata*, *Gelidiopsis rigida*, *Plocamium glomeratum*, *Hypnea rosea*, *Gigartina crassa*, *Amansia glomerata*). Dans l'ensemble, les Rhodophycées sont loin d'avoir l'importance qui est la leur sur la pente externe ou le platier externe. Il en est de même dans une moindre mesure cependant, pour les Chlorophycées, qui comprennent surtout quelques rares Caulerpes (*Caulerpa racemosa*, *C. verticillata*, *C. sertularioides*), *Halimeda cuneata* en taches localement très denses et *Chamaedoris Delphinii*. Les Phéophycées, par contre, jouent un rôle majeur dans le peuplement des formations construites du platier interne, (sauf le platier compact) et dans la dépression médiane. En fait, ce sont surtout les *Turbinaria* (*T. condensata*, *T. ornata*) et les Sargasses (*Sargassum* sp., S.cf. *heterophyllum*) qui dominent ; elles sont accompagnées par *Padina gymnospora*, *Dictyota pardalis*, *Digenea simplex* et parfois *Colpomenia sinuosa* et *Hydroclathrus clathratus*. Ces espèces (les *Turbinaria* et les Sargasses en particulier) présentent un très net maximum estival de végétation.

- Spongiaires

A quelques exceptions près, dont la plus spectaculaire est sans doute *Spirastrella poterionides*, les Spongiaires du platier interne (formations construites et dépression médiane) sont représentés par des espèces vivant surtout dans les cavités des formations organogènes, espèces qui, par conséquent, doivent être considérées comme hémi-sciaphiles. Il est donc logique de retrouver dans ce même biotope les espèces existant sous les blocs de la levée détritique (*Tethya seychellensis*, *Aaptos aaptos*, *Myrmekioderma granulata*, *Iotrochota* spp.).

Dans l'ensemble du platier interne, il s'y ajoute de nombreuses espèces et notamment : *Isops sollasi*, *Erylus ledenfeldi*, *Chondrillastrea australiensis*, *C. mixta*, *Chondrosia debilis*, *Spirastrella inconstans*, *S. cunctatrix*, *S. pachyspira*, *Cliona mucronata*, *Terpios granulosus*, *Acanthella carteri*, *Higginsia petrosioides*, *Mycale* spp, *Acanthostylorella cornuta*, *Acanthocora stylifera*, *Agelas marmarica*.

- Cnidaires

Les Hydrozoaires sont mal représentés dans le platier interne. Les espèces les plus remarquables sont d'une part, un Hydraire, *Aglao-phenia cupressina*, et d'autre part, un Hydrocoralliaire, *Millepora exaesa*, ce dernier formant parfois des "nodules" libres sur le sédiment.

Les Alcyonaires sont présents sur le platier interne, mais ne sont jamais abondants. En dehors de *Tubipora musica*, omniprésent, les espèces dominantes appartiennent aux genres *Lemnalia* (*Lemnalia humesi*) et *Paralemnalia* (*Paralemnalia digitiformis*, *P. flabellata*).

On retrouve également dans cette zone, des espèces plus largement répandues telles que *Lemnalia flava*, *L. laevis*, *Alcyonium Cladiella tulearensis*, *Scleranthelia musiva*, *Parerythropodium fulvum*.

Zoanthaires : si *Isaurus spongiosus* est surtout abondant au voisinage de la levée des blocs et transgresse peu sur les formations construites du platier interne, deux espèces, par contre, *Zoanthus sansibaricus* et *Palythoa multisulcata* sont communes dans le platier compact, le platier en réseau, et dans une moindre mesure, dans le platier à alignements.

- Echinodermes

Le rôle des Echinodermes dans les peuplements du platier récifal interne est sensiblement plus important qu'il ne l'est sur la pente externe ou le platier externe, mais il demeure relativement

secondaire en dépit d'une augmentation du nombre des espèces, et l'existence d'"aspects de foule". Un certain nombre de ces Echinodermes d'ailleurs, sont des constituants de l'épibiose des sédiments coralliens et ne sont nullement inféodés aux peuplements à dominance d'Anthozoaires. C'est notamment le cas pour les Holothuries (*Microthele nobilis*, *Stichopus chloronotus*, *S. variegatus*, *Synapta maculata*) et pour l'Echinide *Diadema setosa* dont les individus s'assemblent en de véritables aggrégats. Toujours chez les Echinides, certaines espèces (*Tripneustes gratilla*, *Stomopneustes variolaris*) paraissent relativement indifférents à la nature du substrat, alors que d'autres au contraire (*Plococidaris verticillata*, *Prionocidaris pistillaris*, *P. baculosa*, *Echinometra mathaei*) sont liés aux substrats solides. *Echinometra mathaei*, en particulier, est spécialement abondant dans les concrétionnements organogènes du platier compact et du platier en réseau, où il peut forer des cupules. Les Astéries, enfin, sont représentées essentiellement par : *Culcita schmidelliana*, *C. coriacea* et occasionnellement par : *Acanthaster planci*, *Linckia laevigata*, *Protoreaster nodosus*.

Pour les Mollusques, nous indiquerons seulement la présence, limitée au platier à formations construites, d'un Gastéropode Vermetidae : *Serpulorbis* sp.

V - L'ACCUMULATION SABLEUSE ET LES HERBIERS DE PHANEROGAMES

L'accumulation sableuse s'étend sur la moitié postérieure du platier interne. Elle est fréquemment colonisée par des herbiers de Phanérogames marines. L'essentiel des herbiers est formé par une pelouse mixte constituée par :

Thalassia hemprichii
Cymodocea rotundata
Cymodocea serrulata

Halolude uninervis
Syringodium isoetifolium

Cette pelouse assèche complètement aux basses mers de vives eaux, sauf dans quelques zones déprimées ou dans des cuvettes. Ces herbiers qui n'émergent pas sont constitués par un peuplement pur, soit de *Thalassia hemprichii* lorsque le sédiment est relativement fin, soit de *Thalassodendron ciliatum* (espèce "pionnière", comme nous le verrons) lorsque le substrat est grossier. Dans les parties les plus hautes de l'herbier, qui se présentent sous la forme de vastes bombements, la pelouse mixte est remplacée par une végétation clairsemée d'*Halodule wrightii*. Enfin, *Halophila stipulacea* s'installe préférentiellement sur les sédiments encore mal stabilisés.

La continuité de la couverture phanérogamique peut être interrompue par la présence d'un certain nombre d'accidents :

- Accidents en creux : cuvettes, mares, chenaux de l'herbier,
- Accidents en relief : bancs de sable (correspondant à des butes d'hypersédimentation), banquettes de rétention.

L'absence des Phanérogames dans les accidents en creux est due au facteur rhéologie, soit directement, soit indirectement (érosion du substrat). Par contre, la disparition des Phanérogames (y compris celle de *Halodule wrightii*) sur les accidents en relief, est une conséquence des hauts niveaux atteints de ces zones. Le sédiment peut alors soit rester à nu, soit être fixé en "banquettes de rétention" par des Cyanophycées (*Lyngbya cf. majuscula*) lorsqu'il est vaseux, où par des Phyllochaetopterinae (*Mesochaetopterus minutus*) lorsqu'il est sableux.

Dans la partie la plus interne des herbiers, sur le rebord de la pente interne (limite entre platier récifal et pente du lagon), la pelouse mixte est remplacée par deux ceintures monospécifiques : ceinture à *Syringodium isoetifolium*, sur le haut de la pente, et ceinture à *Thalassodendron ciliatum*, au niveau des basses mers de grandes vives eaux.

Les peuplements de Scléractiniaires sont évidemment très réduits dans les herbiers épirécifaux.

Ils apparaissent suivant quatre modalités :

1) Espèces fixées sur les tiges de *Thalassodendron ciliatum* : il s'agit exclusivement de *Stylophora pistillata* et de *Pocillopora danae*.

2) Espèces à colonies de petite taille et en état de vitalité plus ou moins réduite, clairsemées dans l'herbier. On peut citer principalement : *Porites somaliensis*, *Cyphastrea microphthalma*, *C. chalcidicum*, *Turbinaria* sp., *Psammocora contigua*, *Platygyra daedala*, *Stylophora pistillata*, *Pocillopora danae*, *Favia favius*.

3) Peuplements des cuvettes ou mares à fond sableux (accidents en creux) : la faune de Scléractiniaires est tout à fait analogue à celle qui a été analysée à propos du platier à éléments dispersés et de la dépression médiane, avec un léger appauvrissement quantitatif.

4) Peuplements à base de Scléractiniaires libres. Il s'agit essentiellement de faciès à *Diaseris distorta* (jusqu' à 1 500 par mètre carré), à *Cycloseris cyclolites*, à *Goniopora stokesi* et à *Siderastrea radians*. Ces peuplements sont localisés :

- aux parties les plus basses de l'herbier (et où, en conséquence, la pelouse mixte est remplacée par *Syringodium isoetifolium* et *Thalassodendron ciliatum*) ;

- aux ceintures formées par ces deux mêmes espèces sur le haut de la pente du lagon.

Nous aurons l'occasion de revenir sur ces peuplements particuliers dans le chapitre consacré aux Scléractiniaires libres.

En dehors des Scléractiniaires, la faune observée à la surface de l'accumulation sableuse se compose :

- d'espèces de substrat solide, fixées sur les blocs épars ou même sur les tiges de *Thalassodendron ciliatum*. En conséquence, elles sont localisées préférentiellement dans les cuvettes et les mares;
- d'espèces de substrat meuble (épibiose du sédiment, formes pivotantes)

Les espèces de substrat solide présentes dans les mares ou les cuvettes ne caractérisent en rien la zone de l'accumulation sableuse et des herbiers.

Celles-ci en effet, ne constituent qu'un aspect, appauvri qualitativement et quantitativement, de la faune des formations construites du platier interne. Il en est ainsi des Spongiaires (avec *Myrmekioderma granulata*, *Terpios granulosus*, *Acanthella carteri*, *Iotrochota baculifera*, *I. purpurea*), des Actiniaires (*Radianthus ritteri*,) des Alcyonaires (*Lemnalina humesi*, *Paralemmalia digitiformis*) et des Algues (*Lithophyllum molluccense*, *Turbinaria condensata*). Seules exceptions à cette règle, *Clathria typica* qui n'a, jusqu'à présent, été récoltée que dans les herbiers (VACELET & VASSEUR, 1971) et un Gasteropode Vermetidae.

L'épifaune de substrat meuble est, par contre, davantage inféodée à l'accumulation sédimentaire que la faune de substrat solide. C'est le cas de certains Spongiaires (partiellement enfouis dans le sédiment) : *Gellius cymiformis*, *Toxadocia violacea*, *Dysidea* sp., *Amorphinopsis* sp., *Haliclona* sp., *Ophlitaspongia* sp., *Suberites* sp.. Il en est de même de beaucoup d'Echinodermes, dont les principaux sont les suivants :

- les Holothuries *Halodeima atra*, *H. edulis*, *H. parva*, *Holothuria scabra*, *H. leucospilota*, *Bohadschia drachi*, *B. tenuissima*, *Actinopygia mauritiana* ;

- les Echinides *Astropyga radiata*, *Echinothrix calamaris*, *Salmacis bicolor*, *Toxopneustes pileolus* ;

- les Astéries *Pentaceros renhardti*, *Pentaceraster mamillatus*, *Protoreaster lincki*, *Culcita schmidelliana*, *C. coriacea*.

A ce stock d'Echinodermes, qui paraît caractériser les herbiers, s'ajoutent quelques espèces existant déjà sur le platier à formations construites : *Tripneustes gratilla*, *Synapta maculata*, *Protoreaster nodosus*, notamment.

Les Mollusques sont représentés dans le peuplement d'épibiose du sédiment par des Gastéropodes de grande taille (*Fasciolaria trapezium* et diverses espèces de *Conus*).

Les espèces pivotantes, en général de grande taille, sont peu nombreuses : nous signalerons essentiellement des Pélécypodes *Atrina vexillum*, *Pinna muricata*, *P. bicolor* et deux Actinies, localement abondantes, lorsque la couverture phanérogamique tend à être clairsemée : *Cryptodendron adhesivum* et *Actinodendron* cf. *plumosum*.

Nous ne détaillerons pas l'étude des divers compartiments faunistiques liés à l'existence des Phanérogames elles-mêmes. Signalons simplement, parmi les espèces sessiles, la présence d'Hydres (GRAVIER, 1970) de Spongiaires (*Mycale sulevoidae*) et d'Ascidies (*Polysclerium constellatum*, *Didemnum ternatum*, *D. viride*, *Lissoclinum fragile*).

VI - LA PENTE INTERNE

Avant d'aborder l'analyse des peuplements de la pente interne, il n'est pas inutile de rappeler qu'à son niveau interviennent des changements importants quant aux facteurs du milieu :

- modifications du régime rhéologique : les courants, en effet, dans l'ensemble du lagon ou chenal post-récifal sont longitudinaux (il s'agit essentiellement de courants de marée) ;

- modifications du régime sédimentologique : le matériel déposé au niveau de la pente interne présente une triple origine : épirécifale (sables coralliens grossiers), autochtone (sédiments organogènes), terrigène ; du fait des modes très calmes, d'une part, et du régime courantologique, d'autre part, les dépôts terrigènes fins sont importants sur la pente du lagon.

Les peuplements benthiques de la pente interne sont référables à deux grands types également représentés le long du Grand Récif : herbiers de Phanérogames et peuplements à base de Scléractiniaires.

A/ Herbiers de Phanérogames

Nous avons indiqué précédemment, dans les horizons supérieurs de la pente interne (partie découvrant aux basses mers de grandes vives eaux) l'existence de deux ceintures superposées de Phanérogames : ceinture de *Syringodium isoetifolium* et ceinture de *Thalassodendron ciliatum*. Immédiatement sous cette dernière, une couverture phanérogamique à dominance de *Cymodocea serrulata*, s'étend sur la plus grande partie de la pente interne. On retrouve aussi, dans ces herbiers de pente, *Syringodium isoetifolium*, *Halodule uninervis*, et moins fréquemment, *Thalassia hemprichii* et *Cymodocea rotundata*.

Par leur composition, ces derniers rappellent donc, tout à fait la pelouse mixte du platier récifal. En certains secteurs, des taches de peuplement pur de *Thalassodendron ciliatum* sont enclavées dans cet herbier.

Au-dessous de 5 m., l'espèce dominante, *Cymodocea serrulata*, est progressivement remplacée par *Halophila stipulacea*, les autres espèces disparaissant totalement. Vers le bas de la pente, *Halophila stipulacea* subsiste seule, en peuplement d'abord dense puis plus clairsemé. C'est à ce niveau qu'apparaissent des petites taches d'*Halophila ovalis* (que l'on retrouve sur le fond du lagon), cette dernière constituant par ailleurs la bordure inférieure des herbiers de pente.

B/ Peuplements à base de Scléractiniaires

Les peuplements à base de Scléractiniaires de la pente interne sont particulièrement riches en espèces. Considérée dans son ensemble, la pente interne est le biotope qui présente la plus grande diversité spécifique. De plus, le taux de couverture du substrat est toujours très important, et il atteint même 100 % en de nombreuses occasions. Cette diversité spécifique, jointe à la faible extension verticale de la pente interne (moins de 10 mètres) rend la zonation des peuplements particulièrement confuse. Par ailleurs, immédiatement en avant de la pente interne proprement dite, existent de gros blocs ou massifs coralliens dont la présence n'est pas indépendante de celle-ci. Leur peuplement présente des affinités à la fois avec ceux de la pente interne et avec ceux des formations coralliennes de lagons (pinacles, knolls et pâtés coralliens).

Trois composantes apparaissent dans ce peuplement :

- 1) Espèces localisées en haut de la pente interne, plus précisément au niveau de la rupture de la pente entre platier et pente interne.

Il s'agit d'un petit stock d'espèces dans lequel domine *Acropora pharaonis*, accompagné de divers *Seriatoporidae* (*Pocillopora damicornis*, *P. verrucosa*, *Stylophora pistillata*, *Seriatopora hystrix*).

2) Espèces restreintes à l'horizon inférieur de la pente interne. La plupart de celles-ci ont des colonies de forme massive : *Symphyllia recta*, *Oulophyllia crispa*, *Diploastrea heliopora*, *Lobophyllia corymbosa*, *L. hemprichii*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichensteini*, *Horastrea indica*, *Siderastrea radians*, *Agariciella ponderosa*, *Galaxea clavus*.

3) Espèces existant sur toute la hauteur de la pente. Ce sont les plus nombreuses, mais elles n'apparaissent jamais en peuplements de très forte densité ou en peuplements purs (*Echinopora gemmacea*, *Hydnophora microconos*, *Merulina ampliata*, *Pavona danai*, *P. frondifera*, *P. cactus*, *Goniastrea pectinata*, *Pachyseris speciosa*, *Acanthastrea echinata*, *Cyphastrea chalcidicum*, *Leptastrea purpurea*, *Coscinarea monile*, *Turbinaria crater*, *T. mesenterina*, *T. peltata*, *Galaxea fascicularis*). Localement certaines des espèces largement réparties sur la pente interne deviennent dominantes, dans l'horizon moyen, d'où l'existence "d'aspects" particuliers du peuplement :

- Aspects à grands massifs de *Porites* (*P. somaliensis*, *P. solida*) ;

- Aspects à *Montipora foliosa* (formant de très grandes colonies lamellaires ou en consoles emboîtées) ;

- Aspects à *Acropora hyacinthus*. Cette espèce peut être d'ailleurs accompagnée par *A. reticulata* et *A. palifera* ;

- Aspects à *Fungiidae* (*Fungia fungites*, *F. repanda*, *Herpolitha limax*), et dans les zones où les dépôts vaseux sont plus importants *Fungia danai* et *Halomitra philippinensis*.

Flore et faune d'accompagnement

La flore d'accompagnement est relativement réduite et, à part quelques blocs sur lesquels est fixée la Phéophycée *Turbinaria condensata*, vers le haut de la pente, on ne peut guère observer que quelques Chlorophycées (diverses *Caulerpa* et *Halimeda*).

A l'exception des Alcyonaires, la faune d'Invertébrés, est également assez pauvre, si on la compare à celle des biotopes voisins. Sans doute, cette situation est-elle une conséquence de modes calmes et de l'importance de la sédimentation de particules fines, rencontrés sur la pente interne. Si l'on excepte les espèces montrant des affinités sciaphiles indiscutables, les Spongiaires ne sont représentés que par *Phyllospongia madagascariensis*, *P. dendyi*, *Hemiasterella complicata*, *Ircina ramosa*. Les Hydraires sont également peu nombreux, et ce sont surtout les espèces de grande taille qui sont les plus fréquentes : *Solanderia sp.*, *Solanderia crosslandi*, *Aglaophenia cupressina*. On doit également noter la présence de deux Hydrocoralliaires : *Millepora tenera*, *M. intricata*. Ces Hydrocoralliaires, sont localement abondants et, au même titre que les Scléractiniaires *Montipora foliosa* et *Acropora hyacinthus*, entraînent l'existence d'aspects particuliers du peuplement, du haut en bas de la pente interne.

Si la faune d'Alcyonaires est plus diversifiée, elle présente peu d'originalité. Elle est, en effet, très semblable à celle du platier interne. On doit toutefois signaler l'existence de quelques espèces également présentes sur la pente externe (*Sarcophyton glaucum*, *S. crassocaule*) ou le platier externe (*Lobophytum depressum*). La physionomie particulière des peuplements d'Alcyonaires de la pente interne est essentiellement due à la présence de *Coelogorgia palmosa*.

Pour les Antipathaires, *Cirripathes anguina* est la seule espèce présente sur la pente interne, parfois avec une certaine abondance. Les Echinodermes sont représentés par des Holothuries vivant sur le sédiment (*Theleota ananas*, *Microthele nobilis*, *Bohadschia drachi*), des Astéries (*Linckia laevigata*, *Choriaster granulatus*) et des Echinides, soit foreurs (*Echinostrephus molare*) soit logés dans les anfractuosités du concrétionnement organogène (*Phyllacanthus imperialis*, *Prionocidaris pistillaris*).

VII- LES FORMATIONS CONSTRUITES DE LAGON

Les peuplements à dominance d'Anthozoaires du lagon appartiennent à divers types morphologiques ou physiographiques :

- | | |
|---|-------------|
| - Massifs et pâtés coralliens,
pinacles et knolls | |
| - Récifs internes | Formations |
| - Bancs récifaux | construites |
| - Peuplements de Scléracti-
naires sur substrats meubles | |

Nous envisagerons uniquement ici, le premier de ces types de peuplement, les trois autres étant traités par ailleurs.

Les massifs coralliens, qu'ils soient situés dans le lagon proprement dit, ou qu'ils soient localisés en bas de la pente interne, sont constitués fondamentalement par une colonie de très grande taille : *Diplastrea heliopora*, *Porites somaliensis*, *P. lutea*, *P. solida*, le plus souvent. D'autres espèces peuvent également donner naissance à des massifs coralliens ; c'est le cas, par exemple, de *Favia stelligera*, *Pavona clavus*, *Siderastrea radians*.

Ces grandes colonies, isolées, servent elles-mêmes de support à une seconde génération de Scléractiniaires, constituée elle aussi de formes essentiellement massives (*Oulophyllia*, *Platygyra*, *Goniastrea*, *Lobophyllia*). Les espèces foliacées ou encroûtantes (*Pavona*, *Echinopora*, *Hydnophora*, *Merulina*, *Montipora*) apparaissent ensuite et enfin, s'installent les formes digitées ou branchues (Acroporidae, Seriatoporidae).

Cette séquence dans le développement des pôtés ou pinacles se reflète également dans leur zonation verticale que l'on peut schématiser de la façon suivante :

A - Horizon inférieur

Dans la partie inférieure des formations coralliennes de lagon apparaissent essentiellement :

- les constructeurs fondamentaux (formes massives de grande taille : *Diploastrea*, *Porites*),
- les espèces massives de seconde génération,
- quelques formes encroûtantes ou lamellaires (*Pachyseris speciosa*, *Mycedium elephantotum*).

Il existe dans cet horizon inférieur de nombreux surplombs dont quelques uns sont importants et dans lesquels on retrouve une faune à affinités sciaphiles (*Tubastrea aurea*, *Tyroscyphus fruticosus*).

B - Horizon moyen

L'horizon moyen est surtout caractérisé par la dominance :

- des espèces massives de seconde génération,
- des espèces encroûtantes ou lamellaires.

C - Horizon supérieur

L'horizon supérieur (qui comprend la partie supérieure des

parois et le sommet, plus ou moins plat des massifs et des pinacles) est celui qui présente le peuplement le plus diversifié. On y remarque, en effet, pour les Scléractiniaires :

- les espèces massives de la seconde génération,
- des espèces encroûtantes ou lamellaires,
- des espèces branchues ou digitées (*Acropora pharaonis*,

A. hyacinthus, divers Seriatoporidae).

Par ailleurs, il existe, dans cet horizon supérieur une faune d'accompagnement, caractérisée par des Hydriaires (*Aglaophenia cupressina*), des Hydrocoralliaires (*Millepora tenera*), des Alcyonaires (*Coelogorgia palmosa*). Enfin, certaines Algues (Corallinacées encroûtantes) notamment sont fréquemment présentes au sommet des formations coralliennes de lagon.

Pour conclure, on notera la similitude, surtout remarquable pour les horizons inférieurs, qui existe entre les peuplements de la pente interne récifale et ceux des formations coralliennes de lagon (massifs coralliens, mais surtout pôtés coralliens et pinacles) ; la différence principale réside dans l'absence de dépôt sédimentaire sur les parois, en général trop verticales, des pinacles et pôtés coralliens, entraînant, notamment l'absence d'espèces de Fungiidae. Par contre, les sédiments issus des formations coralliennes de lagon s'accumulent à leur pied où ils forment une auréole, et, éventuellement, un talus biodétritique sur lequel s'installe parfois la Phanérogame *Thalassodendron ciliatum*.

VIII - LES PRINCIPALES VARIATIONS LATÉRALES

Nous traiterons dans ce paragraphe des structures bionomiques fondamentales des secteurs Centre-Sud, corne Nord et corne Sud, la coupe analysée dans les pages qui précèdent servant de base de référence. Nous incluons l'îlot de Nosy Tafara, qui est l'élément le plus méridional de l'arc récifal externe, dans la description du secteur

corne Sud. Les aspects particuliers des peuplements liés à la présence de la Grande Vasque ont été étudiés dans une publication précédente (PICHON, 1964) et ne sont pas abordés à nouveau dans le cadre du présent travail.

A/ Le Secteur Centre Sud (d'Antseteky à la Crique Sud)

Le Secteur centre Sud présente fondamentalement la même structure bionomique que le secteur centre Nord. C'est la partie du récif qui est la plus large (3 000 m. pour le platier) et qui offre la plus grande complexité. Tous les biotopes y sont représentés, et la plupart des biotopes *épirécifaux* atteignent leur maximum de développement.

1 - La pente externe

Les considérations relatives à la pente externe s'appliquent non seulement au secteur centre Sud (d'Antseteky à la Crique Sud), mais aussi au secteur corne Sud, y compris Nosy Tafara.

La particularité essentielle de la pente externe, dans la moitié Sud du Grand Récif, réside dans l'existence au niveau de la zone éperons-sillons, de grandes cuvettes sédimentaires (50 à 250 m. de largeur) à partir de profondeurs variables, mais rarement inférieures à 10 m.

Ces grandes cuvettes sédimentaires modifient donc, complètement la morphologie de la zone éperons-sillons. Cependant, même en dehors de l'influence des cuvettes, cette zone n'a pas la structure régulière qui lui était propre, dans la moitié Nord du Grand Récif : les éperons ne sont bien constitués que dans la partie supérieure de la zone éperons-sillons (jusque vers 10 à 12 m.) ; au-delà de cette profondeur, ils perdent leur individualité et se résolvent en massifs coralliens, d'abord grossièrement alignés, puis lorsque la profondeur augmente, plus ou moins régulièrement dispersés. Dans les niveaux les plus bas de la zone éperons-sillons, ces massifs coralliens qui, jusqu'alors, étaient isodimensionnels, ont tendance à s'aplatir, phé-

mène déjà noté sur la dalle corallienne dans la moitié Nord du Grand Récif. En l'absence de toute influence perturbatrice due aux cuvettes sédimentaires dont nous venons d'indiquer l'existence, on aboutit donc, en-dessous de 10 m. à une structure dont la morphologie est celle d'une dalle corallienne irrégulière. Celle-ci est parsemée de dépôts sableux en taches ou en trainées (perpendiculaires au front récifal), traduisant une affinité avec la couverture sédimentaire tapissant le fond des véritables sillons. L'élément marquant du peuplement est constitué par des colonies de Scléractiniaires et des massifs coralliens d'autant moins nombreux qu'ils sont de plus grande taille. Cet aspect très particulier de la pente externe, dans la moitié sud du Grand Récif ne peut mieux être caractérisé que par l'expression "jardins de coraux" utilisée par BATTISTINI (1964, p 456...) à propos de Nossi Vé, bien que les espèces branchues soient ici minoritaires.

Le peuplement de la zone éperons-sillons présente peu de différences avec celui de la partie nord du Grand Récif, et ces différences, dans la mesure où elles sont significatives, n'ont qu'une valeur locale.

La flore algale du "jardin de coraux" est elle-même très semblable à celle des horizons moyen et inférieur de la zone éperons-sillons dans la partie nord du Grand Récif. On y observe des peuplements d'*Halimeda* (*H. macroloba*, *H. micronesica*), accompagnés de diverses espèces, en général peu abondantes (*Caulerpa plumaris*, *Asparagopsis taxiformis*, *Liagora* sp., *Plocamium cornutum*, *Eucheuma* sp.). On retrouve de plus, dans cette zone, des espèces qui, dans le nord du Grand Récif, ne paraissent exister que sur la dalle corallienne (*Phaeoecarpus tristichus*, *Coelarthrum Borgesenii*, *Botryocladia madagascariensis*).

Le peuplement d'Alcyonaires ne présente, lui aussi, que des différences mineures avec celui de la moitié septentrionale du Grand Récif. Quelques espèces qui n'ont pas été recensées dans la partie nord du Grand Récif, sont cependant localement abondantes.

C'est le cas de *Litophytum arboreum* à Nosy Tafara en particulier, et, dans une moindre mesure, d'*Alcyonium legitimum*, *Sinularia triaena*, *Stereonephthya acaulis*, *S. kukenthali* pour le Grand Récif (moitié Sud).

La partie inférieure de la zone éperons-sillons est caractérisée par l'existence d'une accumulation sédimentaire (à la profondeur de 19 m.) qui réalise la transition entre zone éperons-sillons et dalle corallienne. Cette accumulation sableuse présente un remarquable peuplement d'épibiose à *Sporolithon cf. sibogae* (thalles libres branchus) et *Leptoseris papyracea* (libre également).

La dalle corallienne possède un peuplement à dominance d'Algues, Spongiaires, Gorgonaires, Hydraires, Antipathaires, analogue à celui qui a été analysé précédemment (moitié nord du Grand Récif). Les cuvettes sédimentaires y paraissent cependant plus importantes, et par voie de conséquence, les fonds à rhodolithes de *Sporolithon cf. sibogae* y sont plus répandus. Il en est de même des aspects à *Spathoglossum asperum*, cette Phéophycée se fixant souvent sur les petits substrats solides qui abondent à la surface du sédiment des cuvettes.

2 - Le platier externe

Le platier externe est, en règle générale, relativement étroit, sauf au voisinage de la Crique Sud (à partir de 500 m. au nord de celle-ci), l'ensellement externe étant lui-même mal individualisé. Les banquettes résiduelles et les couloirs d'alimentation sont bien développés.

a) Plateforme supérieure des éperons

La périphérie de la partie externe des éperons présente un très riche peuplement de *Millepora platyphylla*, formant parfois une ceinture monospécifique. L'abondance de cet Hydrocoralliaire traduit l'existence d'un mode particulièrement battu (le front récifal est, du fait de sa direction, particulièrement exposé aux grosses houles du Sud Ouest). Malgré ces conditions extrêmes de mode, les Scléractiniaires dominent nettement sur les Corallinacées encroûtantes, même dans la partie externe de la plateforme supérieure des éperons, où le peuplement à *Acropora humilis*, *Pocillopora brevicornis*, *Goniastrea retiformis* est particulièrement florissant.

La plateforme supérieure des éperons est également caractérisée par l'importance prise par les Alcyonaires (*Sinularia* spp., *Lobophytum* spp.) et par la présence de larges plaques d'un Zoanthaire qui est restreint à ce secteur, *Zoanthus pacificus*.

b) Ensellement externe et glacis récifal

Le peuplement de l'ensellement externe et du glacis récifal du secteur Centre-Sud ne présente pas de caractéristiques propres. La flore algale est très développée, avec localement une abondance particulière de *Chlorodesmis* cf. *Hildebrandtii* et *Eucheuma* spp.

3 - La levée détritique

Dans l'ensemble du secteur Centre-Sud, la levée détritique est bien développée. Si, dans la plupart des cas, elle présente une morphologie en dômes, séparés par des digues filtrantes relativement hautes, on observe aussi localement des levées à front régularisé (dérivant du type "en dômes" par coalescence de leurs parties antérieures), des levées à couloirs d'alimentation, des levées tendant vers le type rempart, et enfin, des levées qui ne sont que de simples champs d'épandage de blocs, sans structure organisée.

Dans tous les cas, le peuplement de la levée détritique, quel que soit son type morphologique est tout-à-fait analogue à celui qui a été analysé pour le secteur Nord, aussi n'insisterons-nous pas davantage sur ce point.

4 - Formations construites du platier interne

La particularité essentielle de la zone des formations construites du platier interne réside dans l'existence de *deux* dépressions médianes. La dépression médiane principale, qui peut atteindre 1,5 m. de profondeur est située entre le platier à alignements (éventuellement le platier à éléments dispersés) et l'accumulation sableuse. La dépression médiane secondaire, moins large et moins profonde que la précédente, se localise entre l'arrière de la levée détritique et le platier compact ou le platier en réseau.

D'un point de vue bionomique, la dépression secondaire qui constitue un élément nouveau dans la zonation du platier, se caractérise par un important développement de concrétionnements de *Neogoniolithon* cf. *Fosliei*. Cette même espèce, d'ailleurs, déborde dans le platier en réseau et le platier à alignements où elle cimente les formations construites par les Scléractiniaires, lesquelles deviennent solides et compactes, du fait de la disparition des cavités et interstices.

Le platier à éléments dispersés, lorsqu'il existe, présente un aspect à *Acropora palifera*, et la bordure interne de la dépression médiane principale (au voisinage de l'accumulation sableuse) renferme de nombreuses colonies de *Pocillopora danae*, libres sur le sédiment.

5 - L'accumulation sableuse et les herbiers de Phanérogames

L'accumulation sableuse du platier interne présente, dans le secteur Centre-Sud, un développement considérable, tant sous son aspect "herbiers de Phanérogames" que sous son aspect "bancs de sable", l'ensemble s'étalant sur une largeur de plus de 2 000 m.

En fait, les bancs de sable dépourvus de végétation sont localisés au milieu de l'accumulation sédimentaire et sont entourés de toutes parts par les herbiers. Le long d'une coupe transversale, on observe donc, la succession : herbiers antérieurs, bancs de sable, herbiers postérieurs.

a) Les herbiers antérieurs

Les premières implantations de Phanérogames, en bordure de la dépression médiane principale ou du platier à éléments clairsemés, sont celles de *Thalassodendron ciliatum* (qui, parfois, apparaît même en larges taches isolées au sein du platier à éléments clairsemés). La pelouse mixte (*Cymodocea serrulata*, *C. rotundata*, *Syringodium isoetifolium*, *Halodule uninervis*), assez peu dense, s'installe ensuite.

Au voisinage des bancs de sable, la topographie du substrat devient très irrégulière et on observe :

- des champs de tumuli et d'entonnoirs (en bordure immédiate des bancs de sable),
- des dépressions "en entonnoirs" larges de quelques dizaines de mètres et profondes de 1 m. à 1,2 m.,
- de nombreuses mares, en général, de faibles dimensions,
- des cuvettes d'érosion.

Toutes ces figures d'érosion dans lesquelles de l'eau subsiste à basse mer, sont couvertes par une végétation de *Thalassodendron ciliatum* ou, lorsque le substrat est plus vaseux, de *Thalassia hemprichii*. Des microatolls, en général bien constitués (*Porites* principalement), sont nombreux dans les mares et les dépressions en entonnoirs, de même d'ailleurs que des Scléactiniaires du genre *Turbinaria*, encroûtant les blocs morts. Pour la faune de sédiment, seule l'abondance du Spongiaire *Gellius cymiformis* est à noter.

b) Les bancs de sable

Les bancs de sable de Mitsatobé, dans la partie centrale de l'accumulation sableuse représentent l'une des zones les plus élevées du Grand Récif.

Ces bancs de sable sont constitués par une série de trois buttes sédimentaires alignées suivant une direction Nord-Sud, dont la position et la forme paraissent stables dans le temps.

Les trois bancs de sable de Mitsatobé sont étirés dans le sens Est-Ouest. Juste avant le début des herbiers de *Thalassia hemprichii* (et localement *Thalassodendron ciliatum*) ils sont reliés entre eux par deux tombolos, eux-mêmes très élevés, d'où l'existence, sur la bordure occidentale du dispositif, d'une zone de reliefs qui constitue en fait la ligne de crête de cet ensemble.

Les bancs de sable apparaissent comme étant de vastes bombements dont la surface a l'aspect d'un ancien champ de tumuli et d'entonnoirs (tumuli à relief adouci par l'érosion, très étalés). Cette structure ménage l'existence, même dans les zones les plus hautes, de nombreuses flaques, permanentes ou s'asséchant lentement au cours de la basse mer, et qui constituent autant d'enclaves d'herbiers. Les plus hautes de ces flaques sont occupées par *Halophila ovalis* ou *Halodule wrightii*.

La partie occidentale du banc central dont le niveau est très élevé, est coiffée par une série de banquettes de rétention à *Mesochaetopterus minutus* présentant un degré de développement remarquable et qui constituent le sommet de tout le dispositif. Les bancs de sable de Mitsatobé sont séparés par deux dépressions ou mares. La plus au Nord est entièrement tapissée de *Thalassodendron ciliatum*, alors que la seconde a un fond sableux avec quelques formations de Scléractiniaires (microatolls morts) portant des touffes de l'Algue *Turbinaria condensata*.

c) Les herbiers postérieurs

Les herbiers postérieurs se présentant suivant deux modalités essentielles qui se relaient du Nord au Sud : herbiers de bas niveaux à *Syringodium isoetifolium* ou *Thalassodendron ciliatum*, pelouse mixte clairsemée.

1 - Les herbiers des bas niveaux sont localisés en arrière des bancs de sable exceptionnellement élevés de Mitsatobé. Ils sont implantés sur une zone qui, par rapport au niveau moyen du platier, est très basse et n'exonde qu'exceptionnellement et partiellement.

En arrière des bancs de sable, s'étend un herbier pur à *Thalassodendron ciliatum* n'émergeant jamais. Ces herbier est entrecoupé de mares généralement profondes, renfermant des formations de "microatolls géants" (12 à 15 m. de diamètre) dus à *Diploastrea heliopora*. D'autres espèces de Scléractiniaires (*Porites somaliensis*, *Hydnophora microconos*, *Turbinaria cf. stephensoni*, *Galaxea fascicularis*) existent aussi dans ces mares, où l'on note une abondance particulière de *Padina gymnospora* de l'Algue *Turbinaria condensata* et de *Sargassum sp.*

Au-delà de la zone à *Thalassodendron ciliatum* et à microatolls de *Diploastrea*, s'étend jusqu'au bord du lagon un herbier pur à *Syringodium isoetifolium*. Situé à un niveau légèrement plus haut que le précédent, il émerge aux basses mers de grandes vives eaux. L'épifaune du sédiment, dans les peuplements purs de *Syringodium isoetifolium*, se caractérise par l'existence d'un petit nombre d'espèces, représentées par un grand nombre d'individus : il en est ainsi des Spongiaires (*Gellius cymiformis*), des Scléractiniaires (*Montipora edwardsi*, *Cycloseris cyclolites*, *Siderastrea radians*, les deux derniers étant des formes libres), des Echinodermes (*Culcita schmidelliana*, *C. coriacea*) et des Mollusques (*Pinna muricata*, *Pinna bicolor*). Près du bord du lagon le tapis de *Syringodium isoetifolium* est interrompu par des chenaux de drainage, et vers le haut de la pente interne, cette espèce est remplacée par un herbier mixte.

2 - La pelouse mixte clairsemée. A l'inverse des herbiers précédents, les zones colonisées par la pelouse mixte, (entre Mitsatobé et Ankarandava) émergent largement. Conséquence de cette émer-sion, et aussi de la tendance dunaire des dépôts sédimentaires : la couverture phanérogamique est clairsemée. Localement, on observe, dans les zones les plus élevées, des taches d'*Halophila ovalis* et des banquettes de rétention à *Caulerpa cf. taxifolia*. Les Echinoder-mes (*Protoreaster nodosus*, *Astropyga radiata*) sont parmi les espèces d'épifaune les mieux représentées, tandis que *Cryptodendron adhesivum* est l'espèce pivotante dominante. Vers l'arrière du platier, la pe-louse mixte disparaît, à proximité des systèmes de dunes hydrauliques de bordure de chenal à *Echinodiscus auritus* et *Astropecten hemprichii*. Certaines de ces dunes (Ankarandava par exemple) peuvent avoir, au moins à certaines périodes, un développement considérable.

B/ Le Secteur de la Corne Nord

Le secteur de la corne Nord du Grand Récif présente un certain nombre de particularités bionomiques qui traduisent l'influence pré-pondérante de facteurs agissant localement, tels que houles réfrac-tées, apports d'eaux peu salées et riches en particules terrigènes, lors des crues saisonnières du Fiherenana.

Les houles réfractées au niveau de la Corne Nord, après un changement de direction très important, balayent, à marée haute, la partie du platier située en arrière de la levée détritique (ensemble du platier interne).

En conséquence, les sédiments qui transitent normalement d'avant en arrière, sous l'influence des houles directes, sont repris par les houles réfractées et largement étalés sur le platier interne. De ce fait, la séparation entre formations construites et accumulation sédimentaire est évanescence : dans l'ensemble, les formations cons-truites du platier interne sont très ensablées, l'accumulation sa-bleuse restant basse et mal individualisée, avec des herbiers maigres, érodés ou même démantelés.

L'ensablement du platier, ainsi que le dépôt des particules fines terrigènes (que l'on retrouve piégées sous les blocs de la levée détritique) contribuent à réduire la vitalité des organismes constructeurs ; leurs formations sont dégradées par voie biologique (action des Cliones principalement), ce qui leur confère une surface d'aspect "lapiazé" et non plus tabulaire (jusques et y compris dans une dépression médiane embryonnaire, située dans l'extrême nord du Grand Récif). De plus, le platier est envahi par de nombreuses Algues (surtout des Phéophycées) et l'importance des dépôts sableux favorise la présence de nombreuses Holothuries, tout particulièrement *Stichopus chloronotus*.

Il apparaît certain, cependant, qu'à un moment de l'évolution du Grand Récif, la zone de la corne Nord présentait une retenue d'eau épirécifale plus importante qu'actuellement, ou tout au moins dont le niveau était environ 0,25 m. plus haut que le niveau présent. En effet, bon nombre de formations construites du platier interne, (et notamment les microatolls, qui, du fait de leur structure compacte, résistent bien à la biodestruction) émergent largement au-dessus de la nappe résiduelle, à basse mer, leur partie supérieure étant totalement morte sur une hauteur de 0,25 m. environ. L'hypothèse d'une tectonique déformante ayant amené un gauchissement et un léger soulèvement du bouclier récifal originel le plus septentrional ne peut être retenue pour expliquer ce phénomène, et il paraît plus plausible d'y voir la trace d'une dépression médiane ou retenue d'eau épirécifale "fossile".

Du fait du mode plus agité que dans la partie centrale du récif, la bordure interne du platier et la pente récifale interne présentent des peuplements particuliers, ci-après décrits.

Sur la bordure interne du platier, en dehors des systèmes de dunes hydrauliques, apparaissent des peuplements de Scléractiniaires alternant avec des banquettes d'érosion à *Thalassodendron ciliatum*.

Les Scléractiniaires sont surtout des espèces à colonies massives, se présentant souvent sous forme de microatolls, plus ou moins démantelés (*Porites somaliensis*, *Favia favius*, *Turbinaria cf. stephensoni*). Au niveau de la rupture de pente, on observe une véritable ceinture à *Acropora pharaonis*, *A. palifera* et divers Seriatoporidae.

La pente interne est du type "à dominance de Scléractiniaires" telle qu'elle a été décrite à propos de la zone Centre-Nord. Son inclinaison moyenne est cependant plus forte que dans la zone Centre-Nord et, en raison également du mode relativement agité, on n'y observe que de rares dépôts de sédiments fins. De ce fait, les aspects à Fungidae signalés précédemment ne s'y retrouvent pas. Pour la même raison, les peuplements de Phanérogames sont rares sur la pente interne (seule *Halophila stipulacea* s'installe, localement, en bas de la pente à Scléractiniaires).

Au voisinage des dunes de bordure, ou au droit des déversoirs de l'accumulation sableuse, les peuplements de Scléractiniaires sont interrompus par des langues ou talus dunaires à *Siphonocetes erythraeus*, retombant brutalement sur les fonds du lagon.

Les massifs et pâtés coralliens, pinacles ou knolls, sont nombreux au voisinage immédiat de la pente interne. Ils ont tendance à s'organiser en deux rangées parallèles à celle-ci, aux abords de la passe Nord.

La partie externe du récif (pente externe, platier externe, levée détritique) est peu affectée -et c'est logique- par les perturbations liées aux houles réfractées. On observe simplement des indices témoignant d'un mode moins battu que pour le reste du Grand Récif, du fait d'une incidence oblique de la houle de Sud Ouest. C'est ainsi que la levée détritique est basse, la structure en dômes ayant tendance à faire place à un simple champ d'épandage, bien que les couloirs d'alimentation soient présents sur le platier externe. Enfin, les peuplements à *Acropora humilis*, *A. corymbosa*, *Pocillopora brevicornis*, *Goniastrea retiformis* de la plateforme supérieure des

éperons sont peu florissants, et les Corallinacées encroûtantes y sont très largement dominantes.

C/ Secteur de la Corne Sud et Nosy Tafara

Beaucoup plus encore que le secteur de la corne Nord, le secteur de la corne Sud et Nosy Tafara sont des zones soumises à un régime rhéologique particulier.

- Les houles réfractées au niveau de la corne Sud pénètrent dans le chenal post récifal (et à marée haute) balayent le platier du secteur corne Sud et de Nosy Tafara, après une modification du sens de propagation beaucoup plus faible que dans le Nord du Grand Récif. Les houles réfractées (et diffractées) pénètrent dans le chenal et affectant les récifs de lagon les plus méridionaux conservent donc, une énergie notable; et on retrouve des formes d'adaptation à la houle, telles que des structures en éperons et sillons embryonnaires, jusqu'au niveau de l'extrémité sud de l'îlot d'Ankarandava et du récif de Norinkazo.

- Les courants de marée sont également plus rapides dans la partie sud de la baie de Tuléar, qu'au niveau de la corne Nord. Sous l'influence de ces courants, il existe (sauf aux basses mers de vives eaux) des transferts permanents de masses d'eau sur les platiers de Nosy Tafara et du secteur corne Sud. Ces platiers fonctionnent donc comme d'immenses radiers de déversoirs.

Les analogies de peuplements du secteur corne Sud et de Nosy Tafara avec le secteur corne Nord sont flagrantes comme le montrent les remarques suivantes :

- les formations construites du platier interne présentent le même aspect démantelé que dans l'extrême nord du Grand Récif. De même, l'absence de vitalité des organismes constructeurs et la rareté des

zones arasées (alignements ou platier compact) y sont tout aussi remarquables. Sur le platier interne, très ensablé, prolifèrent les Phéophycées et les Echinodermes (Echinides surtout : *Diadema setosa*, *Echinometra mathaei*, *Stomopneustes variolaris*).

Vers l'arrière, la couverture d'herbier (pelouse mixte, assez maigre) est très discontinue. En bordure du lagon, on retrouve des lambeaux d'un herbier à *Thalassodendron ciliatum*, très érodé, et, en dehors des accumulations de type "dune hydraulique", le rebord interne du platier présente un peuplement de Scléractiniaires qui est là parfaitement prospère. Ce peuplement est constitué soit par des espèces massives, les formes en microatolls n'étant d'ailleurs pas rares, soit par des espèces branchues comme *Acropora Pharaonis*, ce dernier étant largement dominant aux abords de la corne Sud. La pente interne, relativement raide, est du même type que celle du secteur corne Nord (aspects à - *Montipora foliosa* et à grands massifs de *Porites* dominants).

Au voisinage immédiat de cette dernière, les formations coralliennes de lagon (pâtés, pinacles et knolls) sont extrêmement nombreuses et bien développées.

Du fait des conditions de milieu très particulières signalées précédemment, la partie externe (levée détritique, platier externe) du secteur corne Sud et de Nosy Tafara présentent des caractères qui ne s'observent pas dans le secteur corne Nord.

La levée détritique est du type en rempart. Bien qu'il n'y ait rien de commun avec les remparts de certains récifs ou atolls du Pacifique, cette structure est parfaitement individualisée. On observe même, notamment à Nosy Tafara, un double rempart, le plus interne étant constitué exclusivement d'éléments de taille centimétrique (ramures brisées d'*Acropora*). L'influence des houles réfractées est ici manifeste : ce sont elles, en effet, qui sont responsables du transfert de ces ramures brisées d'*Acropora*, depuis la bordure du

lagon jusqu'à l'arrière du rempart à éléments de taille décimétrique, où elles s'accumulent^{*}. Sur l'avant de la levée détritique, existent des peuplements denses de *Mytilus auriculatus*, localisés dans des rentrants de forme semi-circulaire. Immédiatement en avant et légèrement plus bas, on retrouve les aspects à *Phyllospongia* (*P. foliascens*, *P. papyracea*) normalement présents sur le glacis récifal, dans les zones d'écoulements, et qui sont ici très développés.

Les particularités bionomiques du secteur corne Sud et de Nosy Tafara apparaissent comme étant une réponse des peuplements aux caractères locaux du régime hydrodynamique : houles réfractées, transits et écoulement de masses d'eau. A ce titre, elles représentent un stade de dégradation de l'écosystème récifal, sous l'influence d'un facteur édaphique.

Cet état dégradé, déjà clairement perceptible dans les secteurs corne Nord (où seul, le platier interne est concerné) se manifeste dans le secteur corne Sud, sous un aspect plus généralisé. Nosy Tafara, enfin où (en plus de *Mytilus auriculatus* et des *Phyllospongia*) apparaît *Idanthyrus pennatus*,^{**} montre un stade encore plus complexe et plus avancé sur la voie de cette évolution régressive.

^{*} Il est à noter qu'une partie de ces fragments de taille centimétrique peut également former une accumulation, qui est d'ailleurs, plus un crochon de réfraction qu'une dune hydraulique, à proximité de la pente interne sur le platier.

^{**} Des peuplements à *Idanthyrus pennatus* se retrouvent dans les récifs de Songeritelo, sur lesquels s'écoulent les masses d'eaux du Fiherenana.

IX - LES PEUPLEMENTS RECIFAUX LIES AUX ACCIDENTS PHYSIOGRAPHIQUES

Les accidents physiographiques considérés sont, d'une part les vasques et lagons enclavés, et d'autre part, les criques externes. En raison de leur importance, des accidents physiographiques, et les structures qui leur sont liés, entraînent l'existence de peuplements particuliers (PICHON, 1964) que nous analyserons sommairement.

A/ Vasques et lagons enclavés

Bien qu'étant d'origine différente, les vasques et les lagons enclavés présentent des peuplements tout à fait comparables. Ceci s'explique par la similitude des conditions de milieu, caractérisées surtout par des modes très calmes qui permettent le dépôt de sédiments fins dans le fond, mais aussi sur les pentes, de ces biotopes particuliers. Les peuplements à dominance de Scléractiniaires peuvent recouvrir les pentes du haut en bas, c'est-à-dire jusqu'à une profondeur de 15 à 16 m.

1) Horizon supérieur

Entre 0 et 2 m. domine un peuplement à *Acropora pharaonis*, *Pocillopora danae*, *P. damicornis*, *Stylophora pistillata*, *S. cf. subseriata*. On y observe également, en moindre abondance, *Galaxea fascicularis*, *Acropora palifera*, *Goniastrea retiformis*. Par ailleurs, les deux Hydrocoralliaires *Millepora platyphylla* et *M. tenera* se localisent préférentiellement dans le haut de cette zone, au niveau de la rupture de pente.

Le peuplement de l'horizon supérieur des pentes des vasques et lagons enclavés est donc très analogue à celui de la partie supérieure de la pente interne.

2) Horizon moyen

Les peuplements de l'horizon moyen sont très diversifiés, et, de même que sur la pente interne, on peut distinguer des groupements mono ou paucispécifiques qui constituent des aspects locaux. Ceux-ci se relaient en fonction de l'inclinaison de la pente et de son degré d'envasement. C'est ainsi que l'on observe :

- un aspect à grands massifs de *Porites* (pentes très inclinées),
- un aspect à *Montipora foliosa* (pentes d'inclinaison modérée, dépôts de sédiments faibles ou nuls)
- un aspect à *Galaxea clavus*
- un aspect à *Millepora intricata* et *Pavona danai*, accompagnés par l'Alcyonaire *Coelogorgia palmosa* (pentes envasées),
- un aspect à Fungidae (*Fungia danai* ou *Holomitra philippinensis*), ce dernier pouvant localement recouvrir la quasi-totalité du substrat, depuis le haut de l'horizon moyen, jusqu'au bas de la pente lorsque celle-ci est très envasée,
- enfin, les formations "en buissons" dues aux Millepores branchus (*Millepora tenera*) sont caractéristiques de la partie supérieure de l'horizon moyen.

3) Horizon inférieur

L'existence d'un horizon inférieur, dans la zonation observée sur les pentes des vasques et lagons enclavés est facultative et, en de nombreux endroits, les peuplements de l'horizon moyen s'étendent jusqu'au bas de celles-ci. (C'est en particulier le cas de l'aspect à *Millepora intricata* et *Pavona danai*, ces deux espèces s'accommodant assez bien d'un dépôt vaseux important).

Lorsqu'il est individualisé, l'horizon inférieur est caractérisé par la présence de Scléractiniaires à colonies massives : *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Platygyra lamellina*, *Leptoria phrygia*, *Oulophyllia crispa*, *Lobophyllia costata*, *L. hemprichii*, *Diploastrea heliopora*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichtensteini*. Cette brève énumération montre que le peuplement de l'horizon inférieur des vasques et lagons enclavés présente une analogie flagrante avec le peuplement de l'horizon inférieur de la pente interne.

4) Espèces largement réparties sur les pentes

En dehors des Scléractiniaires caractérisant chacun des trois horizons définis ci-dessus, il existe un grand nombre d'espèces accessoires, en général dispersées et irrégulièrement réparties dans l'horizon moyen et l'horizon inférieur. (Certaines d'entre elles se rencontrent aussi, mais seulement accidentellement, dans l'horizon supérieur).

Les plus fréquentes sont surtout : *Echinopora gemmacea*, *E. lamellosa*, *Porites nigrescens*, *P. andrewsi*, *P. (Synarea) iwayamaensis*, *Lobophyllia corymbosa*, *Acropora echinata*, *Merulina ampliata*, *Herpolitha limax*, *Pachyseris speciosa*, *Leptoseris mycetoseroides*, *Favia pallida*, *Favites n. sp.*

5) Faune d'accompagnement

La faune d'accompagnement renferme surtout des Hydraires (*Aglaophenia cupressina*, dans les horizons supérieur et moyen), des Alcyonaires (en particulier *Coelogorgia palmosa* déjà cité), des Antipathaires (*Cirripathes anguina*, surtout dans l'horizon inférieur) et des Tuniciers (*Eudistoma coeruleum*, *E. mobiusi*, *E. pyriforme*, *Microcosmus madagascariensis*, *Ascidia (Phallusia) julinea*). On note également la présence de quelques espèces vagiles de grande taille, en particulier des Echinodermes (*Choriaster granulatus*, *Diadema setosa*) et des Mollusques (*Tritonalia tritonis*, *Cypraea tigris*)

La plupart des formations construites qui peuplent les pentes des vasques et lagons enclavés renferment, à leur partie inférieure, des petits surplombs et microcavités, abritant une faune à affinités sciaphiles. Outre *Tubastrea aurea*, *Distichopora violacea*, *D. fisheri* et parfois, *Stylaster duchassaingii*, cette faune comprend de nombreuses Eponges (*Geodia littoralis*, *Paratetilla bacca*, *Craniella australiensis*, *Plakina monolopha*, *Acanthella aurantiaca*, *Biemna anisotoxa*, *Tedania anhelans*, *Aplysilla sulfurea*, *Ircina ramosa*) et des Ascidies (*Didemnum candidum*, *Polycitorella peresi*).

6) Peuplement de la passe de la "Grande Vasque"

La "Grande Vasque" du récif de Tuléar qui, d'un point de vue physiographique, est le type même du lagon enclavé, est en communication avec le chenal postrécifal par une passe étroite, dont le seuil n'émerge jamais (profondeur : 0,5 m.). Cette passe est le siège de vifs courants (en particulier, courants de vidange, pendant le jusant) et, en raison de ce régime rhéologique, le peuplement se présente sous un aspect très particulier. On y observe, au niveau du seuil, une absence complète des Scléractiniaires, la totalité du substrat étant recouverte par des formations denses de *Millepora tenera*, accompagnées par l'Alcyonaire *Coelogorgia palmosa*, lui aussi très abondant. Dans les zones où les courants sont moins vifs, aux abords de la passe, *Millepora tenera* disparaît et le relai est pris par *Millepora intricata*, puis divers Scléractiniaires.

Nous concluerons en soulignant la similitude du peuplement des pentes des vasques et lagons enclavés avec celui de la pente interne.

B/ Les criques externes

Les criques qui entaillent les structures récifales externes (platier externe, levée détritique) sur toute leur largeur, représentent

des discontinuités importantes de l'édifice corallien.

L'existence même des criques externes fait disparaître, à leur voisinage, la zonation normale du platier, du fait des conditions particulières de milieu qui sont créées. Les peuplements observés sont liés à l'existence :

- de modes moins battus que sur le platier externe ;
- d'écoulements laminaires d'eau sur tout le pourtour de la crique, laquelle fonctionne comme un véritable petit bassin de réception ;
- d'écoulements turbulents et ruissellements à l'arrière de la crique : l'interruption de la levée détritique met en communication le platier interne (retenue d'eau épirécifale) avec le plan d'eau externe.

1) Le peuplement des parois des criques

Les parois immergées des criques externes sont toujours fortement inclinées (subverticales et fréquemment verticales). On peut, dans leur peuplement, distinguer trois horizons :

a/ horizon supérieur à très forte dominance d'*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* (généralement accompagnés de Seriatoporidae) ;

b/ horizon moyen, dans lequel la faune de Scléractiniaires est très diversifiée (*Montipora foliosa*, *Echinopora gemmacea*, *Pachyseris speciosa*, etc...).

c/ horizon inférieur à dominance de formes massives (*Porites somaliensis*, *Platygyra lamellina*, *Lobophyllia corymbosa*, *Diploastrea heliopora*).

Malgré les différences topographiques (parois subverticales) et sédimentologiques (pas de dépôts de sédiments fins), la zonation observée est très comparable à celle de la pente interne et des vasques et lagons enclavés.

2) Peuplement du platier au voisinage des criques

a/ Zone externe

A l'ouverture des criques, la zone éperons-sillons présente un aspect de progression rapide, qui est dû à la prédominance des phénomènes de bioconstruction, surtout au niveau des basses mers de vives eaux, sur les phénomènes d'érosion. (Il y a tendance à une régularisation -réalignement- du front récifal, au niveau des interruptions que constituent les criques).

Ce processus, s'il est mené à son terme, provoque la fermeture des criques, et leur transformation en vasques enclavées dans la partie antérieure du platier. Cet aspect de progression se traduit par une morphologie particulière de la plateforme supérieure des éperons morphologie que l'on retrouve dans les récifs de la région de Songeritelo, et, notamment, par une abondance particulière de fissures de jaillissement et de trous souffleurs.

b/ Périphérie

Le platier récifal montre en bordure des criques, un bourrelet d'*Acropora pharaonis*, recouvrant la totalité du substrat, ou localement, une ceinture mixte à *Acropora pharaonis* et *A. arbuscula*. Ce peuplement de rebord, fréquemment en encorbellement au-dessus de la paroi des criques, est, en fait, l'aspect de surface du peuplement de l'horizon supérieur des parois.

Autour de la ceinture à *Acropora*, s'étend, sur une dizaine de mètres, une zone sensiblement horizontale, dans laquelle ces mêmes *Acropora* sont morts. Les sommets des branches sont arasés et cimentés par *Lithophyllum* sp. et *Porolithon onkodes*, ce dernier étant largement dominant. C'est l'arrasement des branches d'*Acropora* dans cette zone qui, par comparaison, donne au bourrelet de bordure un aspect bombé, en léger relief. De larges surfaces sont recouvertes par les Zoanthaires *Palythoa capensis* et *P. liscia*. Enfin, vers le fond de la Grande crique (ou Ankolatzy Bé) apparaissent quelques touffes de *Turbinaria decurrens*.

Entre ce replat à *Acropora* morts et les crochons de réfraction qui terminent la levée détritique au Nord et au Sud de chacune des criques on retrouve une dalle organogène en faible pente, tout à fait comparable au glacis récifal du platier externe, ou, plus précisément, aux cones d'épandage situés en avant des dômes de la levée. Cette similitude est confirmée par l'identité des peuplements : gazon algal à *Jania cf. rubens*, *Eurythoe complanata*, *Phyllospongia foliascens*, relayée par *P. papyracea* dans les parties les plus hautes.

c/ Les déversoirs de l'arrière des criques

La partie arrière des criques est la zone qui maintient en communication, à basse mer, le platier interne (retenue d'eau épirécifale) et la mer ouverte (par l'intermédiaire des criques elles-mêmes). Toute cette zone fonctionne donc, comme un déversoir. On observe, en fait, deux types de déversoirs correspondant à deux degrés différents dans l'évolution des constructions organogènes liées aux écoulements d'eau :

1 - Grande Crique (Ankolatsy Bé)

La partie arrière de la Grande Crique présente, en fait, *deux* déversoirs successifs, séparés localement par une zone de replat. Par ailleurs, du fait du niveau encore insuffisant du seuil du déversoir supérieur, les écoulements abondants, véritables ruissellements, sont canalisés. Du platier interne vers la crique, on observe la succession suivante

... Seuil du déversoir supérieur. Relativement étroit, il est bordé du côté interne par un talus de blocs détritiques, mobiles ou partiellement cimentés par des Corallinacées encroûtantes. Les espèces dominantes de Scléractiniaires (*Cyphastrea chalcidum*, *Porites somaliensis*, *Turbinaria cf. stephensoni*) y forment de petits microatolls. Elles sont accompagnées par *Stylophora pistillata*, *Galaxea fascicularis*, *Montipora* sp. L'Echinide *Tripneustes gratilla* y est très abondant.

... Déversoir supérieur. Le déversoir supérieur, en pente relativement accentuée, est constitué par un ballast fortement cimenté par les Corallinacées encroûtantes, et dans lequel se réfugie la Polychète *Eurythoe complanata*. On y retrouve les Scléractiniaires présents sur le seuil, auxquels s'ajoutent *Favia pallida*, *Favites virens*, *F. abdita*, *Hydnophora microconos*, *Acropora palifera*.

... Replat intermédiaire. Le replat intermédiaire n'existe qu'au Sud des écoulement canalisés ; il est occupé en son centre, par un petit herbier de *Thalassodendron ciliatum* installé sur un mince dépôt de sédiment grossier (type "ballast"), injecté d'éléments fins. L'Echinide *Tripneustes gratilla* est également très abondant sur la partie arrière de ce replat.

... Déversoir inférieur. Le déversoir inférieur, en pente relativement forte également, est une dalle résultant d'un intense concrétionnement dû aux Corallinacées encroûtantes. Les Scléractiniaires y sont très diversifiés et, pour certaines espèces, en peuplements denses (jusqu'à 30 colonies par m² pour *Galaxea fascicularis*). Les écoulements permanents à basse mer paraissent favoriser certaines espèces telles que *Leptastrea purpurea*, *Goniastrea retiformis*, *Pocillopora verrucosa*, *Acanthastrea echinata*. On retrouve également sur ce déversoir inférieur, les deux espèces de *Phyllospongia* déjà citées dans les écoulements d'intensité modérée du glacis et des cones d'épandage. Ceci atteste l'équivalence de niveau entre le haut du glacis récifal et le déversoir inférieur (légèrement plus haut que la zone des *Acropora* branchus morts cimentés par les Corallinacées).

... Les écoulements canalisés. Dans les rigoles d'écoulement, s'individualise un stock particulier d'espèces de Scléractiniaires caractérisé par *Acropora corymbosa*, *A. digitifera*, *Goniastrea pectinata*, *Leptoria phrygia*, *Favites abdita*, *Porites somaliensis*.

2 - Crique en "V" (Ankolatsy Kely)

La zone située à l'arrière de la crique en "V" ne comporte qu'un unique déversoir, dont le seuil est à la fois plus large et surtout plus haut que dans le cas de la Grande Crique. En conséquence, les écoulements d'eau sur le déversoir (en pente relativement faible) conserveront une intensité modérée et ne seront pas canalisés.

Sur le seuil, relativement large, on retrouve le même peuplement à petits microatolls que sur celui de la Grande Crique.

Sur l'unique déversoir, réapparaît un peuplement de type glacis récifal avec, en particulier, l'aspect à *Jania cf. rubens*.

L'existence d'un seuil mieux défini (plus large et plus haut) et le profil complètement régularisé du déversoir montrent que les structures et les peuplements liés à la Crique en "V" représentent un stade plus évolué que ceux de la Grande Crique.

- B -

LES ILOTS CORALLIENS ET LES RECIFS DE LAGON

On peut considérer qu'il existe, dans la partie méridionale du lagon de Tuléar, des représentants de chacun des termes de la série évolutive des formations coralliennes de lagon, série allant des îlots coralliens dont le platier ne présente pas de structure différenciée, jusqu'aux récifs internes qui sont des édifications coralliennes très élaborées.

I - ILOTS CORALLIENS (fig. 61-62)

Par ordre de complexité croissante, on distingue les stades suivants :

A - Ilots de petite taille dont le platier présente un peuplement indifférencié d'*Acropora* branchus vivants (*A. pharaonis* et *A. arbuscula*) couvrant toute la surface émergeant à basse mer.

B - Ilots dont la surface porte un peuplement indifférencié d'*Acropora Pharaonis* et *A. arbuscula* vivants, sauf au centre du platier où ils sont nécrosés en place.

C - Le stade suivant voit la partie nécrosée s'agrandir notablement, les *Acropora* vivants ne constituant plus qu'une couronne périphérique. La surface des *Acropora* morts est arasée et cimentée par des Vermetidae (*Dendropoma*) et localement par des Corallinacées encroûtantes.

Nous concluerons sur la bionomie des îlots coralliens par deux constatations :

1/ Au cours de l'évolution de la structure bionomique des îlots coralliens *les herbiers de Phanérogames apparaissent avant les formations construites de Scléactiniaires de type platier interne*. C'est évidemment l'inverse de ce qui est observé en mode battu. Cette particularité est effectivement une conséquence des modes calmes permettant un ensablement rapide du platier dès le stade de nécrose des *Acropora* : il n'y a pas de possibilité de transport des sédiments organogènes, lesquels s'accumulent sur les lieux même et au voisinage de leur production.

2/ Au cours de cette même évolution, on observe le *passage d'une structure bionomique radiale* (peuplements disposés en anneaux concentriques) à une *structure axiale* (peuplements en bandes allongées parallèlement au front récifal).

II - RECIFS DE LAGON

Les récifs de lagon, qui ne représentent que le dernier terme de l'évolution des îlots de lagon, sont appelés récifs internes, en raison de leur localisation au voisinage du littoral. Le développement de formations de cette importance, dans cette situation, fait probablement intervenir un facteur de nature géologique (existence d'un soubassement non récifal ayant facilité l'implantation et le démarage des premiers stades coralliens).

Les trois récifs internes de Beloza, Dimadimatsy et Norinkazo présentent dans leurs grandes lignes la même structure bionomique. C'est la raison pour laquelle nous n'analyserons les peuplements que du seul récif de Norinkazo, celui-ci étant d'ailleurs le plus complet des trois.

A - La pente du lagon

La pente du récif dirigée vers le centre du lagon tient lieu de pente externe (par opposition à la pente interne, qui est située vers le chenal littoral). La pente du lagon présente les caractéristiques propres aux tombants de mode calme : inclinaison relativement faible du substrat, fort envasement, très grande diversité spécifique.

1/ Horizon supérieur

L'horizon supérieur est, dans la plupart des cas, caractérisé par un peuplement à forte dominance d'*Acropora pharaonis*, jusqu'à la profondeur de 2 m. environ.

Celui-ci est accompagné par diverses espèces de Seriatoporidae (*Stylophora pistillata*, *S. mordax*, *Pocillopora damicornis*).

2/ Horizon moyen

Les peuplements de l'horizon moyen (2-6 m.) se présentent suivant deux modalités parfaitement distinctes :

a) Aspects à grandes colonies, qui elles-mêmes peuvent être de plusieurs types :

- colonies massives (*Porites somaliensis*, *Diploastrea heliopora*) ;
- colonies tabulaires (*Acropora hyacinthus*) ;
- colonies de formes diverses : en auvents successifs (*Montipora foliosa*, *Merulina ampliata*), claviformes (*Favia stelligera*, *Pavona clavus*) ou en grands encroûtements (*Pachyseris speciosa*, *Echinopora gemmacea*, *Merulina ampliata*).

b) Aspects à colonies de petite taille, très diversifiées.

Ce type de peuplement, extrêmement riche en espèces fait localement place à des faciès particuliers : faciès à *Galaxea clavus*, à *Halomitra philippinensis* (pente très envasée), à *Fungia danai* et *Herpolitha limax*, à *Fungia paumotensis*, et également faciès à *Pavona danai* et *Millepora intricata*.

Des dépôts sédimentaires envahissent le centre du platier : il s'agit soit de sédiments grossiers (éléments de taille centimétrique, constitués par des ramures brisées d'*Acropora*) s'appuyant sur la partie interne de la zone d'*Acropora* nécrosés, soit de sédiments sableux sur lesquels se font les premières implantations de Phanérogames marines (*Thalassodendron ciliatum*, en général). A ce stade, les îlots coralliens qui étaient primitivement subcirculaires, tendent à devenir réniformes, l'ombilic situé au milieu de la partie sous le vent de l'édifice étant en fait un déversoir, ou plus exactement un collecteur de platier (cf. CLAUSADE & al. 1971, p. 54).

D - Dans les îlots coralliens plus importants (et qui finissent par perdre leur morphologie réniforme) apparaissent :

- des formations secondaires de Scléractiniaires (formations construites de platier) à dominance d'*Acropora* (*A. palifera*, *A. corymbosa*), de *Porites* et de Faviidae ;

- des dépôts de sable plus ou moins fins, colonisés par un herbier à *Halodule uninervis*, *Cymodocea serrulata*, *C. rotundata*, *Halophila stipulacea*. Ces sables fins, encore mal stabilisés, ainsi que l'atteste la présence d'*Halophila stipulacea*, se superposent au ballast qui constitue l'essentiel des sédiments de platier ;

- la croissance différentielle du front des îlots coralliens, au cours de leur évolution, conduit à la formation de criques externes (îlot Nord Beloza), puis de vasques (Foli). Par ailleurs, lorsque le front externe des îlots est soumis à l'influence des houles pénétrant dans le lagon, la couronne ou bordure externe à *Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* disparaît pour faire place à une ébauche de structure en éperons et sillons (extrémité Sud de l'îlot d'Ankarandava).

En dehors de ces faciès particuliers, nous citerons seulement les espèces les plus fréquentes de cet horizon moyen de la pente du lagon : *Pocillopora danae*, *P. verrucosa*, *Diaseris distorta*, *Podabacia crustacea*, *Porites nigrescens*, *P. (Synaraea) iwayamaensis*, *Favia pallida*, *Favites abdita*, *Favites n. sp.*, *Montastrea curta*, *Leptastrea purpurea*, *L. immersa*, *Leptoria phrygia*, *Platygyra lamellina*, *Caulastrea tumida*, *Hydnophora microconos*, *Galaxea fascicularis*, *Acanthastrea echinata*, *Lobophyllia costata*, *L. hemprichii*, *Mycedium tubifex*, *Echinophyllia aspera*, *Oxypora lacera*.

Localement sur les replats de la pente, on peut observer des taches de *Thalassodendron ciliatum*. La faune d'accompagnement comprend essentiellement des Hydrocoralliaires (*Millepora tenera*, *M. intricata*), des Hydraires (*Aglaophenia cupressina*) et des Alcyonaires (*Telesto sp. 1*, *Alcyonium simplex*, *Lemmalia madagascariensis*, *L. tixierae*, *Paralemmalia flabella*, *Roxasia gravieri*, *Spongodes hemprichi*, *Anthelia elongata*).

3/ Horizon inférieur

L'horizon inférieur n'est pas toujours parfaitement différencié du précédent, et un certain nombre des espèces que nous venons de citer pour l'horizon précédent s'y retrouvent assez régulièrement ; c'est le cas des Seriatoporidae et des Pectinidae notamment.

Cet horizon inférieur se caractérise surtout par l'apparition de quelques espèces à colonies d'allure massive : *Oulophyllia crispata*, *Symphyllia recta*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichtensteini*, ces deux derniers étant plus particulièrement abondants. On doit également signaler la présence constante de l'Antipathaire *Cirripathes anguina*.

En certaines zones, la pente du lagon peut être constituée par un éboulis très envasé de fragments de branches d'*Acropora pharaonis*. Ce talus de débris, injecté de sédiments fins, est envahi soit par l'Alcyonaire *Parerythropodium fulvum*, soit par la Squamariacée *Peyssonnelia indica*.

La pente du lagon ne s'étend pas au-delà de 9 à 10 mètres. Il s'agit là d'un maximum, et dans la plupart des cas, elle se termine aux environs de 6 - 7 mètres, laissant place aux fonds sablo-vaseux du lagon. Il peut exister localement, au pied de cette pente, un dépôt de sédiments biodétritiques permettant l'installation de maigres touffes de *Thalassodendron ciliatum*.

B - Le platier

1/ Le bourrelet externe et ses dérivés

La partie périphérique des récifs de lagon est constituée par une ceinture d'*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula*, formant un "bourrelet" large de 10 à 25 m., en léger relief par rapport au reste du platier.

Ce bourrelet externe est développé le long de la bordure du lagon et parfois, sur le rebord des passes séparant les récifs. Il présente lui-même, sur l'extérieur, un trottoir périphérique légèrement surbaissé, qui, dans les zones les moins protégées, montre une amorce de structure en éperons et sillons (pointe S.W. de Norinkazo). Sur la plateforme supérieure des éperons embryonnaires apparaissent les premières installations d'*Acropora humilis*, lesquels prennent tout leur développement sur la partie externe des récifs de mode battu.

Le bourrelet externe à *Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* qui est un peuplement très dense et homogène, recouvrant le substrat à 100 % présente deux types de discontinuités mineures :

- zones où les *Acropora* morts sont en place, l'extrémité des branches ayant toutefois été arasée (d'où l'aspect en creux de ces zones),

- petites dépressions, correspondant à des manques localisés dans la couverture d'*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* ; ces dépressions sont occupées secondairement par d'autres espèces d'*Acropora* (*A. corymbosa*, *A. digitifera*) et par des *Fungia* (*F. fungites*, *F. scutaria*).

Immédiatement en arrière du bourrelet à *Acropora* vivants, sont emboîtés deux dispositifs s'étendant soit en bandes parallèles au bourrelet, soit en trainées s'étirant vers l'intérieur du platier. Il s'agit :

- = d'une zone d'*Acropora* morts, en place, dont le sommet des branches est cimenté par des Corallinacées encroûtantes et par des Vermetidae (*Dendropoma* sp. 2).

- = d'une accumulation détritique composée de ramures brisées de ces mêmes *Acropora*. Cette accumulation qui peut avoir la forme soit d'une levée en rempart, soit d'une flèche, est superficiellement consolidée par un revêtement de Corallinacées encroûtantes et de *Dendropoma*, dans la partie externe.

Ce dispositif est, en fait l'équivalent exact de la levée détritique des récifs de mode battu. Il existe, d'ailleurs, dans la moitié Nord de Norinkazo, près de la bordure du lagon, des vestiges d'une ancienne levée détritique (témoignant d'une période pendant laquelle ce récif se trouvait en mode plus battu qu'il ne l'est actuellement ; cette période pourrait être celle qui a précédé la soudure des boucliers du Grand Récif). Les blocs qui subsistent sont pour la plupart de nature volcanique (roche grenue riche en sphène). Leur origine et leur présence sur le récif de Norinkazo n'ont pu, jusqu'à maintenant, recevoir une explication satisfaisante.

2/ La dépression à *Thalassodendron ciliatum*

En arrière du bourrelet externe d'*Acropora* et des figures qui lui sont associées, existe une dépression ou ensellement envahi par *Thalassodendron ciliatum*. Ces herbiers sont installés sur un sédiment très grossier et ils s'étendent jusque dans les passes ou déversoirs qui interrompent de place en place le bourrelet externe. Quelques Scléractiniaires sont présents dans cette dépression, où il subsiste toujours 0,2 - 0,3 m. d'eau à basse mer : il s'agit surtout, de *Stylophora pistillata*, et accessoirement, de *Galaxea fascicularis*, *Platygyra lamellina*, *Fungia fungites*, *Siderastrea radians* (colonies sphériques libres).

3/ Les formations de Scléractiniaires

Les formations construites du platier interne ne présentent jamais un très grand développement et l'essentiel du platier est du type "à éléments dispersés". Entre les constructions organogènes, le substrat sédimentaire est de nature très variable : pavage des blocs, graviers ou ballast, sédiments plus fins portant des passées d'herbier maigres. Les Scléractiniaires (*Porites somaliensis*, *P. (Synarea) iwayamaensis*, *Pocillopora danae*, *Stylophora pistillata*, *Montipora edwardsi*) donnent des colonies massives en forme de microatolls.

Les Alcyonnaires, relativement nombreux, appartiennent aux genres *Lemnaia* (*L. elegans*, *L. humesi*, *L. laevis*) et *Paralemnalia* (*P. digitiformis*, *P. flabella*).

On doit signaler enfin, la présence très localisée, de populations d'Actinies (*Radianthus ritteri*) et de Spongiaires (*Spirastrella poterionides*), ces derniers émergeant largement à basse mer.

Par endroit, dans l'ensemble de la dépression à *Thalassodendron* et de la zone des formations construites de Scléractiniaires, s'étend un faciès à blocs détritiques couverts de grandes Phéophycées (*Turbinaria condensata*) dans lequel sont dispersées des formations à microatolls de *Porites*.

4/ L'accumulation sableuse et les herbiers de Phanérogames

L'accumulation sableuse affecte la forme d'un vaste bombement dont la plus grande partie (à l'exception des bancs de sable) est colonisée par des herbiers. Ceux-ci forment en général, une couverture assez discontinue, la densité des Phanérogames étant elle-même faible. Il s'agit, essentiellement, d'une pelouse mixte à *Cymodocea rotundata*, *C. serrulata* (rare) et *Halodule uninervis*, localement remplacée par des peuplements purs d'*Halophila ovalis*. Au voisinage des bancs de sable qui constituent le sommet de l'accumulation sédimentaire, la pelouse mixte fait place à un herbier d'*Halodule wrightii*, puis la couverture phanérogamique disparaît totalement.

A partir du sommet des bancs de sable, la partie interne du platier est en pente régulière vers le chenal littoral. Sur cette pente, on observe à nouveau la succession altitudinale : herbiers à *Halodule wrightii*, puis pelouse mixte. En bordure même du chenal littoral, cette zonation est complétée par l'existence d'une ceinture de *Syringodium isoetifolium*, puis (au niveau des basses mers de vives eaux) de *Thalassodendron ciliatum*.

Les bancs de sable atteignent les niveaux les plus élevés dans la partie Nord de chacun des récifs internes, où ils sont alors coiffés par des banquettes de rétention à *Mesochaetopterus minutus* et à *Modiolus* sp.

Enfin, le long du rebord nord ou nord-ouest, des récifs de Norinkazo et de Dimadimatsy, se localisent des dunes hydrauliques de bordure à *Astropecten granulatus* et *Echinodiscus auritus*, particulièrement développées.

En définitive, les récifs internes possèdent des caractères bionomiques qui les apparentent d'une part, aux îlots coralliens, et d'autre part, aux édifications récifales de l'arc externe. Ils possèdent avec les îlots coralliens une identité de zonation dans la partie frontale (bourrelet externe d'*Acropora* et figures dérivées) qui traduit la similitude des modes (relativement protégés) régnant dans le lagon. Par contre, la zonation des structures internes (platier à formations construites, accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames) montre une analogie frappante avec celle du platier interne du Grand Récif. Là encore, cette analogie s'explique par l'identité de mode (très calme) auquel ces structures sont soumises dans les deux cas.

L'existence de bourrelets à *Acropora* dans les zones les moins battues de la partie externe du Grand Récif (rebord des criques externes) d'une part, l'ébauche de formations en éperons-sillons dans les parties les plus exposées des récifs internes (Sud de Norinkazo) d'autre part, vient confirmer la similitude de structure bionomique qui se dessine entre le Grand Récif (récif externe) et les récifs de lagon. Les seules différences significatives dans la zonation de ces deux types de récifs résultent des différences de mode auxquels sont soumises leurs zones frontales respectives.

On peut finalement, considérer qu'un récif interne est un récif qui n'a pu parvenir au stade "Grand Récif", stade qui représente le plus haut degré d'évolution, et ceci du fait d'une agitation insuffisante.

- C -

LES BANCS CORALLIENS

Les bancs coralliens d'Ankilibé et de Mareana ne renferment pas, à proprement parler de biotopes à dominance d'Anthozoaires. Il nous a cependant paru nécessaire de les inclure dans cette étude pour deux raisons essentielles :

- La périphérie des bancs coralliens, en pente faible vers le centre du lagon porte un peuplement clairsemé de Scléractiniaires.
- Ces bancs furent probablement, à une certaine période, des récifs très florissants, ainsi qu'en témoigne l'abondance de débris coralliens en arrière de la mangrove littorale actuelle, et l'affleurement en certains endroits, de vestiges d'un platier mort bioconstruit. Cette activité corallienne était liée à l'existence d'un mode plus battu qu'actuellement, cette condition étant nécessaire pour expliquer le transfert d'éléments coralliens jusqu'au rivage. Le passage à des modes calmes, par suite de la soudure des boucliers primitifs du Grand Récif, et plus récemment l'influence du Fiherenana (apport d'eau douce et de particules terrigènes) auraient contribué à la dégradation totale de ces édifices.

La structure bionomique actuelle des bancs coralliens est très simple :

I - PENTE EXTERNE

La pente externe est très peu inclinée. Il s'agit essentiellement d'un talus sablo-vaseux passant insensiblement aux fonds du lagon.

Sur cette pente se rencontrent :

- une couverture d'*Halophila stipulacea* (bas de la pente) ;
- des taches de *Thalassodendron ciliatum* ;
- des blocs détritiques portant de grandes Phéophycées (*Turbinaria condensata*, *Sargassum* sp.) ;
- des Scléractiniaires ; les principales espèces observées sont les suivantes : *Goniopora stokesi*, *Turbinaria* sp. *Acropora pharaonis*, *A. palifera*, *A. hyacinthus*, *Pavona clavus*, *Caulastrea tumida*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Platygyra lamellina*, *Galaxea fascicularis*, *Horastrea indica*, *Siderastrea radians* (forme libre, en boule) ; chaque espèce est représentée par un petit nombre de colonies, très dispersées.

Les espèces accompagnatrices sont essentiellement les Spongiaires *Spiratrella poterionides*, l'Hydraire *Aglaophenia cupressina*, l'Alcyonaire *Coelogorgia palmosa* et des Echinodermes (Oreasteridae).

La partie haute de la pente est localement interrompue, à Mareana, par un replat correspondant à l'ancien platier mort ensablé, sur lequel sont installés des Scléractiniaires : microatolls de *Porites* surtout, accompagnés par divers Echinodermes (*Echinometra mathaei*, *Diadema setosa*, *Tripneustes gratilla*) et des peuplements de *Sargassum* sp.

L'horizon supérieur de la pente d'Ankilibé est couvert par un herbier mixte (*Cymodocea serrulata*, *C. rotundata*, *Halodule uninervis*) dans lequel sont enclavées de nombreuses taches de *Thalassodendron ciliatum*. Quelques scléractiniaires (*Pocillopora danae*, *Stylophora pistillata* et surtout *Psammocora contigua*) sont disséminés dans ces herbiers, où apparaît l'Actinie *Actinodendron* cf. *plumosum*.

II - LE PLATIER EMERGEANT A BASSE MER

Juste au-dessus du niveau des basses mers de vives eaux, s'étend, à la périphérie des bancs coralliens, une large ceinture de *Syringodium isoetifolium* qui apparaît surbaissée par rapport au niveau du reste du platier. Cette plateforme périphérique à *Syringodium* renferme les mêmes Scléractiniaires que le haut de la pente (*Psammocora contigua*, , principalement) ainsi que des Echinodermes (*Oreasteridae*, *Tripneustes gratilla*) et des Pélécypodes Pinnidae.

Le reste du platier est assimilable à une vaste accumulation sédimentaire envasée (sable parfois très vaseux) colonisée par les herbiers, sauf dans ses parties les plus hautes. On rencontre successivement : une maigre pelouse mixte, puis un herbier clairsemé d'abord à *Halophila ovalis*, puis à *Halodule wrightii*. Ces herbiers sont parfois érodés en banquettes.

Dans les flaques résiduelles à marée basse, réapparaissent des peuplements de *Cymococlea rotundata* et même *Thalassodendron ciliatum*. Enfin, le sommet des bancs de sable dénués de végétation est fréquemment occupé par des banquettes de rétention : banquettes à *Lyngbya*, à *Modiolus* sp. et même à *Vaucheria* sp. (Ankilibé).

Il existe, dans toute l'accumulation sédimentaire, et plus particulièrement dans le faciès d'herbier, une curieuse faune de Spongiaires sabulicoles (*Amorphinopsis* sp., *Dysidea* sp.).

En résumé, les caractéristiques bionomiques essentielles des bancs récifaux sont les suivantes :

A - Grande importance des peuplements de Phanérogames qui envahissent tous les biotopes :

- Pente du lagon peu inclinée à dominance de *Thalassodendron ciliatum* ;

- Ceinture de *Syringodium isoetifolium* à la périphérie surbaissée du platier ;

- Pelouse mixte et herbiers de hauts niveaux de l'accumulation sédimentaire.

B - Rôle secondaire des peuplements de Scléractiniaires sur la pente du lagon, et plus encore sur la plateforme périphérique à *Syringodium isoetifolium*.

Les colonies demeurent toujours dispersées, et, bien que parfois de grande taille, ne présentent jamais de phénomènes de coalescence ni de cimentation secondaire par des organismes tels que Corallinacées ou Gastéropodes Vermetidae.

Les processus de bioconstruction ne dépassant jamais le stade des colonies, on ne peut en toute rigueur, parler de formations construites.

En raison de l'absence actuelle de véritable édification de la part des coraux et de la faune qui leur est associée, on ne peut considérer que les bancs de Mareana et d'Ankilibé représentent un type particulier de récif.

Les implantations limitées de Scléractiniaires que l'on y observe, représentent un stade très primitif dans la série des peuplements tropicaux infralittoraux à dominance d'Anthozoaires.

LE RECIF FRANGEANT DE SARODRANO

Le petit récif frangeant de Sarodrano se trouve soumis à des conditions de milieu atypiques, qui font de cet édifice corallien, très complexe dans le détail, une juxtaposition de cas particuliers :

- Vers le Sud, au pied de la falaise de Barn Hill, les formations récifales viennent buter sur une plateforme d'abrasion, taillée dans le calcaire éocène, située sensiblement au même niveau que le platier.

- L'extrémité Nord de Sarodrano est soumise aux houles réfractées et diffractées au niveau de la passe de Nosy Tafara, et surtout, est influencée par le transit des masses d'eau entrant et sortant de la baie de Tuléar en fonction des marées. A cet égard, la partie nord de Sarodrano est dans une situation tout à fait comparable à celle de Nosy Tafara et du secteur de la Corne Sud du Grand Récif, d'où une certaine identité dans les peuplements.

- Le récif de Sarodrano est établi le long d'une flèche sableuse (surmontée d'importants appareils dunaires) qui, du fait de sa nature même, présente des caractères d'instabilité. Le pédoncule qui réunit la presqu'île de Sarodrano à la falaise éocène, et, dans une moindre mesure, toute la face occidentale de la presqu'île, sont en voie d'érosion (recul de la plage). L'étroit platier récifal présente en conséquence, les marques d'un fort ensablement.

- La zone du récif de Sarodrano serait également (PICARD, 1967) affectée par un léger basculement d'ensemble, lié à la proximité du canyon de l'Onilahy.

- Enfin, les eaux de l'Onilahy (dont le débit est permanent) influencent les peuplements récifaux par l'apport d'éléments nutritifs (favorisant la végétation algale) et par l'apport de matériaux terrigènes se déposant localement sous la forme d'une fine pellicule vaseuse.

I - LE PLATIER EXTERNE

Les Scléractiniaires sont peu actifs sur le platier externe, y compris sur la plateforme supérieure des sillons ; celle-ci présente des structures émoussées et arrondies, traduisant le manque de vitalité des organismes constructeurs.

Le platier externe demeure partout très étroit, et l'ensellement externe n'est pas individualisé. Le glacis récifal est envahi par une végétation algale composée :

- de grandes Phéophycées (*Turbinaria decurrens*, Sargasses),
- de Rhodophycées diverses (*Plocamium glomeratum*, *Hypnea rosea*, *H. horrida*, *Galaxaura* sp., *Jania* cf. *rubens*),
- de Chlorophycées (*Ulva* sp. 2).

Localement, le gazon à *Jania* peut piéger un peu de sédiment, ce qui explique la présence, un peu partout sur le platier externe, de pieds épars ou de petites taches de *Thalassodendron ciliatum*.

Dans la moitié nord, on peut observer de plus, quelques formations à *Idanthyrus pennatus* qui témoignent de l'importance de transferts de sédiment, jusqu'à ce niveau.

II - LA LEVEE DETRITIQUE

La levée détritique se rapproche du type en rempart du fait de l'absence de couloirs de marée, mais il s'agirait plutôt d'une levée en dômes ayant perdu sa structure caractéristique. Sur l'ensemble du récif de Sarodrano, le rempart détritique est scindé en six éléments séparés par des passes fonctionnant à basse mer comme des déversoirs. Il existe, de l'avant à l'arrière de la levée détritique, un tri dimensionnel des blocs particulièrement poussé, les plus gros étant vers l'avant. On peut observer sur ces blocs, une zonation très nette qui peut se schématiser comme suit.

- Base des blocs et partie inférieure de la levée : Algues Phéophycées (notamment Sargasses),

- Partie moyenne des blocs (ou sommet des blocs plus bas, situés en avant de la levée) : placages et, parfois, formations construites de *Dendropoma* sp.

- Au-dessus des *Dendropoma* s'installent les Zoanthaires *Palythoa liscia* et *P. capensis*, qui peuvent être parfois remplacés par un tapis ras de petites Rhodophycées.

- Enfin, la partie supérieure des blocs (et le sommet de la levée détritique) montrent un placage de Corallinacées encroûtantes (? *Dermatolithon*), et dans l'étage médiolittoral, *Tetracrita serrata*.

Cette zonation est identique à celle qui a été décrite, sur le Grand Récif, pour le platier externe et la base de la levée détritique. Un tel décalage dans la zonation indique que le niveau du platier récifal de Sarodrano est légèrement inférieur à celui du Grand Récif. L'explication de cette différence peut être recherchée dans l'hypothèse d'un basculement localisé à la région de Sarodrano, du fait du canyon de l'Onilahy, hypothèse à laquelle nous avons déjà fait allusion.

Signalons enfin, que localement, il existe, entre les blocs, des placages en banquettes de *Mytilus auriculatus*. Cette même espèce se retrouve également sur le platier externe, juste en avant de la levée détritique où elle occupe la même position que sur le Grand Récif (secteur de la corne Sud).

III - LES DEVERSOIRS DE LA LEVEE DETRITIQUE

Les interruptions de la levée détritique jouent, à marée basse, un rôle de déversoir, permettant l'écoulement de l'eau du platier interne.

Dans la partie méridionale du récif de Sarodrano, le premier de ces déversoirs est envahi par une végétation de *Thalassodendron ciliatum*, parsemée de nombreux blocs détritiques. Au droit du déversoir, l'herbier déborde largement sur le platier externe. Du fait de l'action érosive des écoulements, l'implantation des Phanérogames subsiste sous la forme de banquettes résiduelles affectant une forme très arquée.

Dans la partie Nord, l'ensablement des déversoirs est plus important et des formations d'*Idanthyrus pennatus* apparaissent.

IV - LE PLATIER INTERNE

L'une des particularités bionomiques du platier interne du récif de Sarodrano est de présenter des implantations de Phanérogames (*Cymodocea rotundata*, *C. serrulata*, *Syringodium isoetifolium*) en banquettes, immédiatement en arrière de la levée détritique. Ceci dénote l'importance de l'ensablement du platier interne, pour les raisons exposées ci-dessus, et qui sont aggravées du fait de l'étroitesse du platier. Cette caractéristique du récif de Sarodrano le rapproche des formations frangeantes du nord-ouest de Madagascar, dans lesquelles les Phanérogames arrivent toujours jusqu'au niveau de la levée détritique (PICHON, 1971, 1972).

En arrière de cet herbier, s'étend un platier à alignements coralliens et couloirs sableux, dans lequel les Scléactiniaires sont en état de vitalité très réduite. On passe ensuite à une zone de microatolls (*Porites somaliensis* et plus rarement, *Pavona decussata*), par ailleurs, envahie par les grandes Phéophycées (*Turbinaria condensata*). Les microatolls sont secondairement colonisés par divers Faviidae et *Acropora*, et ils constituent en fait de véritables "microcosmes" de Scléactiniaires.

La zone la plus interne du platier est couverte par un herbier de Phanérogames. Dans la partie sud du récif de Sarodrano, on observe d'abord une large bande de *Thalassodendron ciliatum* implantée sur un ballast, et érodée en banquettes. Vers la plage, *Thalassodendron ciliatum* est remplacée par une maigre pelouse mixte, elle aussi très érodée, et laissant localement apparaître dans les zones mises à nu, un ancien système de microatolls qui semble se poursuivre sous la plage actuelle.

Dans la partie septentrionale du récif de Sarodrano, la bande de *Thalassodendron* disparaît, et la quasi-totalité du platier interne est envahie par une pelouse mixte maigre, fréquemment érodée, et largement interrompue par des bancs de sable fin à ripple marks. Au sein de cette alternance d'herbiers et de bancs de sable, se trouvent enclavés des "îlots" de peuplements à Scléactiniaires de type platier tabulaire, renfermant de nombreux microatolls. Ces formations construites sont, là encore, en état de vitalité réduite, voire même, parfois, totalement mortes.

Enfin, un vaste épandage de matériel détritique de taille centimétrique s'appuyant sur l'arrière de l'élément le plus septentrional de la levée détritique traverse presque tout le platier interne.

V - LE FRONT NORD DU RECIF DE SARODRANO

Le front nord du récif de Sarodrano présente de profondes différences morphologiques et bionomiques avec ce qui vient d'être analysé ci-dessus, et qui s'applique à toute la partie de l'édifice corallien organisée en fonction d'un front récifal orienté à l'Ouest-Sud-Ouest.

La structure en éperons-sillons disparaît totalement, ainsi que la levée détritique dont l'extrémité Nord est encapuchonnée par un placage de *Mytilus auriculatus*. Il n'y a donc plus de platier externe bien individualisé. Le front externe, qui montre au niveau des basses mers de vives eaux un peuplement à *Acropora humilis* et *A. cf. penguins* est l'objet d'une érosion active qui se traduit par l'existence de larges rentrants.

L'équivalent du platier externe est une zone complexe constituée d'une succession de déversoirs, d'amas de petits blocs ou de ramures brisées d' *Acropora* (embryons de dunes hydrauliques de matériel grossier).

Les zones de transit des masses d'eau (sans ruissellement ni dépôts importants de sédiments) montrent des peuplements denses de *Mytilus auriculatus*.

Dans les déversoirs véritables (écoulements parfois vifs, à basse mer, canalisés ou non), on retrouve des herbiers de *Thalassodendron ciliatum* établis sur un sédiment grossier (ballast) parsemé de petits blocs détritiques.

Vers l'Est, en se rapprochant de l'extrémité de la presqu'île de Sarodrano, les déversoirs, moins fonctionnels, sont ensablés et des lambeaux de pelouse mixte y apparaissent.

Localement, on observe, sur le rebord du platier, des banquettes de *Syringodium isoetifolium* et des "îlots" d'*Acropora* branchus.

Le récif de Sarodrano présente donc, dans l'ensemble, une zonation et des peuplements qui sont la conséquence des particularités (ou des anomalies) locales des facteurs du milieu.

La partie nord de ce récif, notamment, montre plusieurs modalités de peuplements liés aux aspects locaux du régime hydrodynamique : (peuplements de *Mytilus auriculatus*, déversoirs à *Thalassodendron ciliatum* et *Idanthyrus pennatus*).

D'un point de vue bionomique, l'extrémité Nord du récif de Sarodrano est donc, à rattacher à Nosy Tafara et au secteur corne Sud du Grand Récif qui présentent, en effet, les mêmes types de peuplements.

LES RECIFS ENTRE LA FAUSSE PASSE D'IFATY ET LA POINTE DE BERAVIDA (REGION SUD IFATY)

La caractéristique bionomique fondamentale des récifs de la région Sud Ifaty est de présenter une *zonation continue de peuplements à dominance de Scléractiniaires*, depuis la pente externe jusqu'au lagon.

Cette continuité est surtout remarquable sur le platier récifal, où les "interruptions" que constituent habituellement la levée détritique et l'accumulation sableuse n'existent pas. Nous démontrerons plus loin qu'une telle zonation caractérise des formations récifales qui, d'un point de vue bionomique peuvent être considérées comme à un stade peu avancé de l'évolution des peuplements, voire même à un stade embryonnaire.

I - LA PENTE EXTERNE

La zone à éperons et sillons est très bien individualisée ; les éperons et les sillons sont, en moyenne, relativement larges quoique les uns et les autres n'aient pas une forme très régulière. Les sillons apparaissent souvent comme de petites criques externes, encombrées d'îlots coralliens et de presque îles qui représentent des éperons embryonnaires. Vers le platier, les sillons se terminent fréquemment par des fissures et des vasques témoins. Les parois des éperons sont verticales et leur hauteur est très importante (5 à 10 m.) . Ces parois forment une succession d'auvents, de surplombs et de petits tombants subverticaux se caractérisant par un très fort taux de recouvrement par les Scléractiniaires.

Le nombre d'espèces est toutefois réduit, puisque l'on ne peut guère citer que :

Stylophora mordax

Montastrea curta

Pocillopora verrucosa

Echinopora gemmacea

ainsi que plusieurs espèces de *Montipora*, *Acropora* et *Porites*. Sur le fond des sillons, dans la partie supérieure de ceux-ci, (jusqu'à 10 - 12 m.), on observe localement la présence de Scléractiniaires bien développés, notamment *Pavona clavus* et *Porites* sp.

La présence de colonies vivantes de Scléractiniaires sur le fond même des sillons est tout à fait exceptionnelle (nous ne l'avons retrouvée nulle part ailleurs dans la région) et traduit, dans une certaine mesure, l'exubérance de la vie corallienne propre au secteur Syd Ifaty. Dans la partie inférieure de la zone à éperons-sillons (12 - 14 m.) apparaissent les Pectiniidae (*Mycedium tubifex*, *Oxypora lacera*, *Echinophyllia aspera*) surtout localisés à la base des parois des éperons. Les sillons, toujours très larges, sont tapissés d'un sédiment corallien (sable relativement grossier) présentant des ripples marks d'une dizaine de cm. de hauteur.

En dehors des Scléractiniaires, les éléments photophiles des autres groupes faunistiques ou floristiques sont peu représentés, à l'exception des Corallinacées encroûtantes qui entrent pour une part importante dans la constitution (et le revêtement) des parois des éperons.

Les Algues molles sont rares (sauf quelques Rhodophucées : *Actinotrichia rigida*, *Peyssonnelia conchicola*, *Amphiroa* sp. 2, *Corallina polydactyla*, *Phacelocarpus tristichus*, *Hypnea horrida*, *Amansia glomerata*) ainsi que les Spongiaires, Hydraires (*Solanderia* sp.) et Alcyonaires (pour ces derniers, nous n'avons observé que *Lemmalia cervicornis* et *Paralemmalia flabella*).

Les dragages effectués au-delà de la zone éperons-sillons révèlent l'existence d'un peuplement à base de Mussidae (?*Parascolymia vitiensis*), d'Algues (*Neurymenia fraxinifolia*, *Botryocladia* spp. *Halimeda opuntia*, *H. tuna*) et d'Eponges siliceuses.

II - LE PLATIER RECIFAL

Ainsi que nous l'avons indiqué au début du présent chapitre, le platier des récifs de la zone Sud-Ifaty montre des caractères morphologiques et bionomiques remarquables. On doit signaler essentiellement :

- L'absence de levée détritique bien individualisée (on note seulement, de temps à autre, la présence d'un embryon isolé de dôme) ;
- L'absence d'accumulation sableuse sur la partie postérieure du platier récifal (herbiers épirécifaux rudimentaires).

En conséquence, on n'observe pas de retenue d'eau épirécifale (aux basses mers de vives eaux) et les formations construites secondaires à base de Scléractiniaires sont réduites.

La zonation continue de peuplements à dominance de Scléractiniaires que nous avons mentionnés se traduit par la succession, du large vers le lagon de 3 biotopes :

- Platier frontal,
- Champ de Scléractiniaires branchus,
- Platier à petites colonies isolées.

Vers le chenal postrécifal (lagon), un quatrième biotope dans lequel les Scléractiniaires ont presque totalement disparu (herbiers épirécifaux) complète la zonation du platier récifal.

Le peuplement est composé presque exclusivement de Scléractiniaires et de Corallinacées encroûtantes, ces dernières ayant souvent d'ailleurs, le plus fort taux de recouvrement.

Les Corallinacées sont représentées par deux espèces : *Porolithon onkodes* et *Lithophyllum* sp., cette dernière localement très abondante. Pour les Scléractiniaires, par ordre d'abondance décroissante, nous indiquerons : *Acropora humilis*, *Goniastrea retiformis*, *Stylophora mordax*, *Stylophora pistillata*, *Pocillopora brevicornis setchelli*.

Sur le pourtour de la plateforme supérieure des éperons, au niveau des B.M.W.E., on note la présence quasi-exclusive de plusieurs espèces d'*Acropora*, tels que *A. cf. danai* et *A. cf. penguins*.

En dehors des Scléractiniaires et des Corallinacées encroûtantes, le seul élément remarquable est constitué par l'Echinide *Heterocentrotus mammilatus*, qui vit dans les anfractuosités résultant du concrétionnement organogène.

B/ Le champ de Scléractiniaires branchus (fig. 63)

Le champ de Scléractiniaires branchus est l'élément physiographique et bionomique le plus remarquable des récifs du secteur Sud Ifaty. Il s'agit d'une vaste zone de près de 1 000 m. de longueur, large de 200 à 250 mètres au maximum, occupée essentiellement, pour ne pas dire exclusivement, par un peuplement dense d'*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula*. Lorsque le peuplement est à son maximum de développement, ce qui est le cas général dans toute cette zone, l'ensemble de ces deux espèces montre un taux de recouvrement de 100 % (fig. n° 63). Le champ d'*Acropora* branchus est situé immédiatement en arrière du platier frontal et, lorsque ce dernier est absent, il arrive jusqu'au niveau du front externe.

Dans sa partie antérieure, une tendance à une réduction de vitalité des deux espèces d'*Acropora* s'accompagne d'une diminution très légère du taux de recouvrement : quelques taches très isolées de l'ordre du mètre carré, sont alors occupées par une Corallinacée encroûtante (*Lithophyllum* sp.) sur laquelle s'implante souvent le Scléractiniaire *Goniastrea retiformis*. L'uniformité du peuplement est localement interrompue, toujours dans la partie antérieure du champ de Scléractiniaires branchus, par des couloirs, très généralement en relation avec l'extrémité d'un sillon de la pente externe. Dans ces couloirs, les éléments détritiques transitent d'avant en arrière, à marée haute, sous l'effet de la houle du large. Ces matériaux viennent s'accumuler à l'extrémité des couloirs d'alimentation en trainées allongées perpendiculairement au front récifal, enclavées dans le champ d'*Acropora* branchus ; ces trainées préfigurent les dômes d'une levée déritique, dont elles représentent le premier stade embryonnaire.

Partout ailleurs, le peuplement de cette zone est très homogène et remarquablement paucispécifique : outre les deux espèces fondamentales d'*Acropora*, et le *Goniastrea retiformis* déjà cité, on ne peut mentionner que *Fungia fungites* et *Fungia danai*, assez rares l'une et l'autre, et, sur la base nécrosée des *Acropora*, des Corallinacées encroûtantes ainsi que, localement, l'Alcyonaire *Lemnaia*.

C/ Le platier à petites colonies isolées

Au champ d'*Acropora* branchus, fait suite une zone nettement plus large (500 m. en moyenne), dans laquelle le peuplement montre encore, une nette dominance de Scléractiniaires. Ce peuplement, toutefois, diffère radicalement du précédent aussi bien par sa physionomie que par sa composition.

Physionomie

Les deux *Acropora* (*A. pharaonis* et *A. arbuscula*) qui constituent le champ de Scléractiniaires branchus ont totalement disparu, et aucune autre espèce de même forme de croissance n'est venue les remplacer. Les diverses espèces présentes ont toutes, ou presque, des colonies de petite taille, et de forme massive, digitée ou en croûte épaisse. Nombre de ces colonies, qui sont d'ailleurs mortes dans la proportion de 30 à 50 %, sont fixées, au départ, sur un petit substrat solide (généralement un fragment de Scléractiniaire mort, encroûté par les Algues calcaires), lui-même libre par rapport au substratum du platier. Beaucoup de Scléractiniaires bien que sessiles, ont donc acquis ainsi une mobilité relative.

Composition

Le taux de recouvrement par les Scléractiniaires n'est plus, dans cette zone, que de 50 % en moyenne (alors qu'il était de 100 % dans le champ d'*Acropora* branchus). Par contre, la diversité spécifique est très élevée : c'est dans cette zone du platier que le nombre d'espèces recensées est le plus important, et nous verrons ultérieurement qu'il en est de même dans les zones correspondantes des autres récifs. La liste des espèces présentes dans le platier à petites colonies s'établit ainsi :

<i>Acropora palifera</i>	<i>Alveopora</i> sp.
<i>Montipora edwardsii</i>	<i>Porites somaliensis</i>
<i>Stylophora pistillata</i>	<i>Astreopora listeri</i>
<i>Echinopora gemmacea</i>	<i>Cyphastrea microphthalma</i>
<i>Echinopora lamellosa</i>	<i>Cyphastrea chalcidum</i>
<i>Platygyra daedala</i>	<i>Favia fava</i>
<i>Leptoria phrygia</i>	<i>Favia pallida</i>
<i>Hydnophora microconos</i>	<i>Favites pentagona</i>
<i>Cycloseris cyclolites</i>	<i>Turbinaria mesenterina</i>
<i>Fungia paumotensis</i>	<i>Turbinaria</i> cf. <i>stephensoni</i> .

Il convient de noter la relative abondance des espèces de *Turbinaria*, ainsi que la présence, assez exceptionnelle sur un platier, d'*Astreopora listeri* et *Alveopora* sp. Notons également qu'*Acropora palifera* est plus fréquent dans la moitié antérieure de cette zone à petites colonies isolées, alors que *Porites somaliensis* est localisé préférentiellement dans la moitié postérieure, où il a tendance à former des microatolls.

Les autres groupes faunistiques ou floristiques sont représentés principalement par : Algues Chlorophycées (*Valonia macrophysa*, *Boodlea composita* et diverses *Caulerpa*) ; Phéophycées, avec essentiellement *Sargassum* sp., *Hydroclathrus clathratus* et *Colpomenia sinuosa* (ces deux dernières localement abondantes) ; un Alcyonaire à très large répartition écologique : *Tubipora musica* ; et des Echinides, *Echinometra mathaei*, *Stomopneustes variolaris*, *Diadema setosa*.

Le platier à petites colonies isolées laisse apparaître, entre les Scléractiniaires, morts ou vivants, un substratum solide d'origine organogène, fréquemment tapissé de sédiment sableux, ou même recouvert de gravelle grossière d'origine également organogène.

De plus, dans toute cette zone, on observe des petites trainées sédimentaires, ayant une morphologie de dôme en miniature, et qui sont constituées de ramures brisées de taille centimétrique d'*Acropora* provenant du champ de Scléractiniaires branchus.

Ces fragments d'*Acropora* sont très fortement encroûtés par des Corallinacées allant parfois jusqu'à former de véritables nodules ou "rhodolithes". Ces petites trainées sédimentaires de matériel très grossier, représentent en fait, le transit d'avant en arrière des éléments issus du champ de Scléractiniaires branchus, par destruction mécanique ou biologique. Ces éléments vont se déposer sur la partie la plus interne du platier et sur la pente du lagon, en constituant ainsi le ballast qui sert de soubassement aux herbiers épirécifaux.

A/ Le Platier frontal

Le platier frontal (large d'une à deux dizaines de mètres tout au plus) est très inégalement développé, d'un endroit à l'autre du secteur considéré. Ceci tient au fait que, dans la région Sud Ifaty le front récifal est dans l'ensemble mal régularisé. Le contour externe du platier est sinueux : en effet, on observe au niveau du front, des décrochements brusques qui sont à rapprocher de criques externes embryonnaires d'une part, et des presque îles, ou petits îlots, totalement détachés de l'édifice et situés en avant du platier proprement dit, d'autre part.

Lorsqu'il existe, le platier frontal correspond à la plateforme supérieure des éperons et à l'équivalent d'une partie de l'ensellement externe (nous prenons comme base de comparaison, une coupe - type dans laquelle se succèdent les biotopes correspondants aux figures morphologiques élémentaires énumérées dans le tableau n° IV

D/ Les herbiers épirécifaux

Les herbiers épirécifaux de la région Sud Ifaty, sont relativement développés. Il s'agit de toute évidence, d'un peuplement actuellement en voie d'installation sur des sédiments peu abondants, venant seulement de se déposer, mal stabilisés et n'ayant pas encore pu constituer des accumulations importantes. Ceci est de nature à expliquer la discontinuité et la faible densité de la couverture phanérogamique.

Nous avons signalé, dans le paragraphe précédent, l'existence d'un ballast de taille centimétrique, qui se met en place sur la partie interne du récif, après transit et affinage sur le platier à petites colonies isolées. Il existe, parallèlement, un transit d'éléments plus fins qui, pour l'essentiel, viennent également se déposer dans la même zone que le ballast. Cette dualité d'origine des sédiments rend compte de la dualité observée dans les modalités d'installation d'herbiers de Phanérogames.

- Dans les zones de ballast, *Thalassodendron ciliatum* s'installe d'abord soit seule, soit plus rarement accompagnée de *Syringodium isoetifolium*, sous la forme de taches discoïdales ou annulaires. Dans un second stade (lorsque les premières phanérogames implantées ont pu piéger suffisamment de sédiments fins) se développe une pelouse mixte à *Halodule uninervis* (forme à feuilles larges et forme à feuilles étroites), *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*.

- Dans les zones de dépôt de sédiments fins, plus ou moins en relief, c'est l'Hydrocharitacée *Halophila stipulacea* qui s'installe la première. Ultérieurement, la pelouse mixte à *Halodule uninervis*, *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata* prend le relai.

- Dans tous les rares cas où l'on peut observer des herbiers suffisamment denses, donc suffisamment anciens, ceux-ci sont constitués par la pelouse mixte. Localement, on y retrouve des vestiges des stades d'implantation à *Thalassodendron ciliatum* avec parfois de grosses colonies libres de *Goniopora stokesi*.

- Enfin, entre les zones de sédiments accumulés et stabilisés par les Phanérogames subsistent des cuvettes ou des mares, dans lesquelles on retrouve *Thalassodendron ciliatum* et *Syringodium isoetifolium* ainsi que divers Scléractiniaires : *Acropora palifera*, *Stylophora pistillata*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*.

III - LA PENTE INTERNE

Du fait de la faible profondeur du lagon, la pente interne est presque inexistante. Il s'agit essentiellement d'un herbier dense, dont le sédiment est enrichi en éléments fins et où apparaît, outre la totalité des espèces citées pour le platier, *Thalassia hemprichii*.

Les massifs coralliens (*Porites somaliensis*, *Diploastrea heliopora*, *Favia stelligera*) dispersés dans cet herbier ont, sur le haut de la pente, une forme en microatolls.

Vers l'axe du chenal postrécifal, ils tendent à prendre des formes plus régulièrement hémisphériques, mais aussi à devenir polyspécifiques.

IV - LES PRINCIPALES VARIATIONS LATÉRALES

L'ensemble récifal de la région Sud Ifaty correspond à un seul bouclier récifal originel, et présente une morphologie et un peuplement relativement homogènes.

De fait, les variations latérales par rapport à la coupe moyenne présentée ci-dessus, sont peu importantes, et concernent exclusivement le platier récifal.

Dans la partie nord du dispositif étudié, juste au Sud de la fausse passe, le champ d'*Acropora* branchus est remplacé par un crochon de réfraction de matériel détritique de taille centimétrique. En arrière et au sud de ce crochon, s'étend une zone qui, d'un point de vue rhéologique, demeure influencée par la fausse passe et caractérisée par une abondance particulière de *Tubipora musica*, *Lemnaia humesi*, et *Phyllospongia papyracea*.

Dans la moitié sud de l'ensemble récifal Sud-Ifaty la largeur du champ de Scléactiniaires branchus diminue (elle n'est plus que de 100 à 150 m.) mais immédiatement en arrière de celui-ci, on observe une bande de quelques dizaines de mètres de large couverte, même en saison fraîche, par un peuplement très dense et quasi monospécifique de *Sargassum cf. densifolium*. La continuité du champ de Scléactiniaires branchus et de la bande de Sargasses est localement interrompue par un élément de levée détritique constitué d'une série de cinq dômes détritiques bien individualisés et très effilés vers l'arrière.

Dans le platier à petites colonies isolées, il existe, en arrière de la bande de Sargasses, une importante vasque, de plus de 100 m. de longueur.

Dans cette partie sud de la région Sud Ifaty, les colonies de Scléractiniaires sont en moyenne plus grosses que sur la coupe-type analysée précédemment. Comme elles sont également plus nombreuses, les formations construites tendent à s'organiser en un réseau d'abord lâche, vers l'intérieur du récif, puis en un réseau plus serré, et même, localement, en un platier tabulaire compact.

Les herbiers épirécifaux se développent relativement loin sur le platier et sous forme de tâches isolées, ils arrivent jusqu'à proximité de la vasque.

Tous ces indices (réduction de la largeur du champ de Scléractiniaires branchus, apparition locale de dômes détritiques, bien individualisés, tendance à l'existence de véritables formations construites s'organisant en un réseau tabulaire, progression des herbiers sur le platier) prouvent que la partie sud de l'ensemble récifal considéré montre un degré d'évolution plus avancé que la partie nord.

LES RECIFS ENTRE 23°15 S
(EXTRÉMITÉ DE LA FLÈCHE NORD FIHERENANA)

ET LA POINTE DE BERAVIDA
(RÉGION DE SONGERITULO)

Les caractères bionomiques si particuliers des récifs de la région de Songéritelo sont le résultat d'une situation locale commandée par :

1) la faible étendue des "boucliers" récifaux originels, *sensu* PICARD 1967, quel que soit leur propre degré d'évolution ;

2) l'influence de l'embouchure toute proche du Fiherenana qui a pour conséquence :

- un écoulement de nappes d'eau (peu salées) sur le platier récifal, entraînant sur celui-ci l'existence d'un système complexe de déversoirs ;

- un apport de sédiments d'origine terrigène, lesquels, soit se déposent contre le littoral ou sur le platier, soit transitent vers l'extérieur du récif.

Dans ces conditions, la zonation des peuplements se présente sous un aspect atypique, caractérisé essentiellement par l'absence généralisée de levée détritique, cette dernière étant remplacée par un biotope à dominance de Corallinacées (nous continuerons à appeler platier externe, la partie du platier située en avant du biotope de substitution de la levée détritique, et platier interne, celle qui est située en arrière).

Les récifs de la région de Songéritelo représentent en fait, différents stades d'une modalité de type édaphique de régression des peuplements récifaux. Ces différents stades seront précisés dans le chapitre traitant de l'évolution des peuplements récifaux. Nous avons simplement tenté, dans l'analyse ci-dessous, de distinguer : d'une part, les éléments généraux de la zonation ; et d'autre part, les aspects plus particulièrement liés à l'existence des déversoirs.

I - LA PENTE EXTERNE ET LE FRONT RECIFAL

Le front des formations récifales de la région de Songéritelo est, dans l'ensemble, en retrait par rapport à l'alignement des appareils récifaux situés plus au Nord et plus au Sud.

La morphologie particulière des éperons (conformation très irrégulière, rebords en encorbellement), dans laquelle les processus de concrétionnement jouent un grand rôle, dénote une progression rapide vers le large. Le récif tendrait donc à se réaligner. Cet aspect de progression se traduit aussi par le développement d'un important système de grottes, tunnels et boyaux obscurs, qui n'existe, dans les autres récifs, que de façon très localisée.

Les peuplements de la zone éperons et sillons, paraissent proches de ceux qui ont été analysés en détail à propos du Grand Récif. On doit cependant noter, au-delà de 15 m. environ, un ennoyage rapide des formations construites sous des sédiments en grande partie d'origine terrigène (dépôts d'une partie des apports du Fiherenana).

II - LE PLATIER EXTERNE

L'ensemble des platiers des récifs de la région de Songeritelo, et le platier externe notamment, est caractérisé par l'importance des dépôts sableux, d'une part, et par le grand développement de la végétation algale d'autre part.

a) La plateforme supérieure des éperons

Le peuplement de la plateforme supérieure des éperons est très comparable à celui qui a été observé dans la région Sud Ifaty. Les Corallinacées encroûtantes ou massives ont un taux de recouvrement sensiblement égal à celui des Scléractiniaires, parmi lesquels on retrouve, par ordre d'abondance décroissante : *Acropora humilis*, *Acropora corymbosa*, *Goniastrea retiformis*, *Pocillopora brevicornis setchelli*, *Stylophora pistillata*, *Stylophora mordax* et, localement, *Galaxea fascicularis*.

Sur le rebord de cette plateforme supérieure, au niveau des B.M.V.E. s'installent préférentiellement diverses espèces d'*Acropora* plus ou moins encroûtantes (*Acropora cf. penguins*, *Acropora danai*) ainsi que *Millepora platyphylla*, présentant dans les modes les plus battus le faciès "honeycomb" et *Pavona clavus*, dont les colonies prennent une forme d'auvent épais.

La partie la plus interne de la plateforme supérieure, près de l'enracinement des éperons montre une réduction de la vitalité des Scléractiniaires dont les colonies sont arasées au sommet, et sont attaquées à leur base par des organismes foreurs, Sipunculides notamment. En même temps, apparaissent :

- La Phéophycée *Turbinaria decurrens* qui montre de plus, un très net maximum estival de développement;

- Les Zoanthaires *Palythoa capensis* et *Neozoanthus tulearensis*, ces deux dernières espèces étant localisées en arrière de *P. liscia*.

b) L'ensellement externe

L'ensellement externe n'est pas un élément constant de la zonation des récifs de la région de Songeritelo. Il n'est pas individualisé, en général, au voisinage des criques et des déversoirs, et par ailleurs, son peuplement caractéristique peut disparaître à la suite d'un colmatage par des dépôts sableux.

On retrouve dans l'ensellement externe les restes des colonies des espèces de Scléractiniaires qui prolifèrent sur la plateforme supérieure des éperons. Presque toutes sont mortes, et fortement dégradées par une action biologique (Sipunculides foreurs) qui est à l'origine de la topographie "en ensellement" de cette zone. D'autres espèces de Scléractiniaires assurent le relai, en particulier : *Hydnophora excesa*, *Echinopora gemmacea*, *Platygyra daedala*, *Galaxea fascicularis*, *Acanthastrea echinata*, *Montipora* spp., *Favites pentagona*, *Favia pallida*, *Porites somaliensis*, *Porites solida*, *Synarea* spp.

L'élément bionomique le plus remarquable de l'ensellement externe est constitué par la végétation algale : outre la Phéophycée *Turbinaria decurrens*, déjà présente dans la zone précédente, on doit signaler diverses Chlorophycées : *Anadymone Wrightii*, *Halimeda cuneata* et surtout *Ulva* sp.1 (espèce à thalle aplati en forme de lame), très abondante. Les Rhodophycées sont également nombreuses, en particulier les espèces suivantes : *Liagopora* sp., *Gelidiopsis rigida*, *Eucheuma edule*, *Eucheuma* cf. *speciosum*, *Eucheuma* sp.1, *Amansia glomerata*.

c) Le glacis récifal

Le glacis récifal est une zone bien individualisée mais étroite. Il est constitué essentiellement par un revêtement de Corallinacées encroûtantes (*Lithophyllum* sp.) en faible pente vers le large, sur lequel s'installent diverses Chlorophycées (surtout développées en période estivale) avec une abondance particulière d'*Ulva* sp. 2 (espèce à thalle "crispé"). Les Scléractiniaires sont

rare sur le glacis récifal à l'exception de *Montipora* sp. et *Goniastrea retiformis*.

III - LES LEVEES DETRITIQUES OU LEURS BIOTOPES DE SUBSTITUTION

Les levées détritiques occupent des surfaces très restreintes, dans l'ensemble des récifs de la région de Songeritelo du fait, notamment de l'insuffisance d'alimentation en blocs coralliens provenant du front externe. Par ailleurs, la généralisation des écoulements d'eaux vers la mer, à marée basse, permet à une formation organogène de s'installer à la place de la levée détritique. Il s'agit d'un concrétionnement en léger relief, constitué par l'empilement des thalles lamellaires d'une espèce de Corallinacée et qui entraîne l'existence sur le platier interne d'une retenue d'eau épirécifale, au même titre qu'une levée détritique.

Cette structure en relief, à base de Corallinacées lamellaires dont les thalles cimentent les tubes d'un Gastéropode Vermetidae (*Dendropoma* sp. 1, espèce à ouverture rétrécie) dans les parties les plus hautes, est généralement recouverte par une végétation d'*Ulva* sp. 2.

Un autre élément constant, et très commun dans ce biotope, est le Zonthaire *Isaurus spongius*. Localement, ce dispositif peut être coiffé, et même totalement envahi parfois, par des formations construites sableuses dues au Sabellariidae *Idanthyrus permatus*, ce dernier agglomérant les particules sédimentaires en suspension pour construire son tube (de façon analogue à la *Sabellaria alveolata*).

La partie interne de la structure à Corallinacées lamellaires est l'objet d'une attaque intense de la part de Spongiaires (plusieurs espèces de *Cliona*) et, vers l'intérieur, est bordée par un concrétionnement plus ou moins tabulaire de Corallinacées massives (*Neogoniolithon* cf. *fosliei*) dont l'activité est à l'origine de la formation de nombreuses cuvettes d'obturation.

Cette zone concrétionnée par *Neogoniolithon cf. Fosliei* est elle-même, sur sa partie arrière (où les Corallinacées sont en état de vitalité réduite et parfois mortes) en voie de destruction par l'action de l'Echinide *Echinometra mathaei*, très abondant qui creuse des cupules.

On doit mentionner, par ailleurs, la présence de Phéophycées (*Cystoseira sp.*, *Sargassum cf. heterophyllum*, *Padina gymnospora*) et de Scléractiniaires encroûtants (*Montipora sp.*, *Porites somaliensis*, *Goniastrea pectinata*, *Favites abdita*, *Platygyra daedala*, *Turbinaria mesenterina*, *Cyphastrea chalcidum*).

IV - LE PLATIER INTERNE

Le platier interne montre, tout comme les biotopes que nous venons d'étudier, un ensablement qui a pour conséquences :

- Une réduction de la diversité des espèces de Scléractiniaires,
- Un développement des peuplements de Métaphytes (végétation algale et phanérogamique),
- Un certain effacement de la zonation, qui se traduit par l'existence de taches d'herbier plus ou moins isolées, jusqu'au niveau de la zone tabulaire concrétionnée à *Neogoniolithon cf. Fosliei*.

a) Le platier construit

D'un point de vue morphologique, le platier construit des récifs de la région de Songeritelo représente un stade intermédiaire entre un platier en réseau lâche et un platier à alignements. Les formations secondaires dues aux Scléractiniaires sont arasées (aspect tabulaire).

Les espèces sont celles déjà citées pour la zone précédente, auxquelles s'ajoutent : *Psammocora contigua*, *Psammocora nierstraszi*, *Pavona divaricata*, *Echinopora lamellosa*, *Acropora palifera*.

Beaucoup de colonies sont chétives, ou même mortes. On observe très souvent une recolonisation des colonies mortes par *Porites somaliensis* qui paraît être une espèce résistant mieux aux "frottements" du sédiment en transit.

Localement, le Zoanthaire *Zoanthus sansibaricus* est abondant. L'astéride *Acanthaster planci* est régulièrement rencontrée dans ce biotope, où elle demeure toutefois assez rare.

b) Le platier à éléments dispersés et à microatolls

Le peuplement du platier à éléments dispersés et à microatolls ne représente que l'appauvrissement du peuplement précédent : les microatolls de *Porites somaliensis* constituent l'élément dominant, avec quelques colonies très dispersées d'*Acropora palifera* ou de *Stylophora pistillata*.

Dans cette même zone on observe, en mélange avec les formations de Scléractiniaires (ou se distribuant en taches isolées) des peuplements algaux et des éléments d'herbiers. Les peuplements algaux sont dominés par les grandes Phéophycées *Cystoseira* sp., *Sargassum* cf. *heterophyllum* et *Turbinaria ornata*. En outre, les espèces suivantes ont été recensées : *Bornetella spherica*, *Caulerpa lentillifera*, *Caulerpa racemosa*, *Chamaedoris delphini*, *Colpomenia sinuosa*, *Padina gymnospora*, *Pocockiella variegata*, *Liagora ceranoides*. Au voisinage des herbiers, *Avrainvillea erecta* et *Liagora* cf. *valida* sont plus particulièrement abondantes.

Les passées d'herbiers (pelouse mixte à *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*, *Halodule uninervis*, ou peuplements purs à *Thalassodendron ciliatum*) se présentent sous forme de banquettes d'érosion qui traduisent localement l'intensité des écoulements d'eau sur le platier.

V - LES HERBIERS DE PHANEROGAMES

Nous avons déjà signalé que des passées d'herbiers de Phanérogames pouvaient se trouver sur le platier interne jusqu'au voisinage de la levée détritique ou de ses biotopes de substitution. Il existe, de plus, une large zone de transition entre le platier à éléments dispersés -microatolls et les herbiers proprement dits, ces derniers occupant la moitié interne du platier récifal.

A l'exception de quelques taches de peuplements purs de *Thalassodendron ciliatum* (dans les zones déprimées ou les mares d'érosion) les herbiers sont constitués par une pelouse mixte à *Syringodium isoetifolium*, *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*, *Thalassia hemprichii*, *Halodule uninervis*. Cette pelouse mixte, qui renferme de nombreuses *Oreasteridae* (*Protoreaster nodosus*, *Pentaceraster mammillatus*, *Culcita schmidelliana*) et des blocs morts portant des Phéophycées (*Cystosira* sp., *Sargassum* cf. *heterophyllum*) est fréquemment disséquée en banquettes d'érosion, par les courants dus au Fiherenana principalement. Les herbiers sont d'ailleurs encombrés, dans leur partie médiane, par les dépôts, vaso-sableux, d'origine fluviatile dont les parties les plus hautes sont stabilisées par une végétation de *Lyngbya* cf. *majuscula*. Cet apport de particules terrigènes vaseuses ou sableuses paraît favorable à l'implantation d'*Halophila ovalis*, ainsi qu'à *Thalassia hemprichii*, qui prolifère dans la partie interne des herbiers.

Enfin, au voisinage de la vasière littorale à *Vaucheria*, qui marque la fin du domaine récifal, se développent des taches d'*Halophila stipulacea* dans un herbier clairsemé à *Halodule uninervis* et *Thalassia hemprichii*.

VI - LES PRINCIPALES VARIATIONS LATÉRALES

Il existe, par rapport à la zonation analysée ci-dessus, un certain nombre de variations qui portent, avant tout, sur la partie antérieure des récifs (platier externe, équivalent de la levée détritique). Ces variations sont liées à l'existence soit de petits "boucliers" récifaux originels, soit de diverses modalités de déversoirs.

a) Les boucliers originels, de dimensions réduites, sont au nombre de deux, l'un étant situé par le travers du village de Songeritelo, l'autre environ 2 km plus au Sud. Ces zones de "boucliers" sont en légère avancée par rapport au reste du récif, ce qui provoque un décalage de la zonation vers le large. Par ailleurs, il existe une levée détritique embryonnaire dans la plus septentrionale de ces deux zones, normalement constituée (levée en dômes) dans la seconde.

b) Peuplements de déversoirs.

La composition des peuplements de déversoirs est fonction de la résultante d'un certain nombre de facteurs qui sont principalement :

- hydrodynamiques : nature (écoulement canalisé, écoulement en nappe) et vitesse de l'écoulement des eaux ;
- sédimentologiques : transport de sédiment, débit solide ;
- écologiques : position dans l'étagement.

Prédominance des facteurs hydrodynamiques

Des écoulements canalisés existent dès le platier construit, dans la partie terminale des couloirs sableux. Le fond de ces couloirs est tapissé de sédiments coralliens mal calibrés, généralement sans Métaphytes, alors que le rebord des parois porte une végétation dense de *Sargassum cf. heterophyllum*.

Les couloirs d'écoulement peuvent entailler sur toute leur largeur les biotopes de substitution de la levée détritique et se terminer au niveau du glacis récifal, ou même de l'ensellement externe, par un épandage de sédiment colonisé par la Phanérogame *Thalassodendron ciliatum*.

Les déversoirs véritables constituent des interruptions plus ou moins larges dans les formations à base de Corallinacées lamellaires qui se substituent à la levée détritique. Ces déversoirs peuvent être envahis, soit par un herbier de *Thalassodendron ciliatum*, débordant plus ou moins largement sur le platier externe, soit, dans le cas d'écoulements moins rapides, par une pelouse mixte, établie sur un sable relativement fin.

Les actions rhéologiques peuvent être importantes dans certaines zones, très localisées, des bas niveaux du platier externe : c'est le cas autour des trous souffleurs et des fissures de jaillissement, d'une part, et à la périphérie (rebord) des criques externes, d'autre part. Dans ces biotopes particuliers, s'installe un peuplement paucispécifique dominé par des Zoanthaires : *Palythoa liscia* autour des trous souffleurs, *Palythoa capensis* en bordure des criques.

Prédominance des facteurs sédimentologiques

Lorsque les transports de sédiment sont constants et importants des formations à *Idanthyrsus pennatus* comparables aux massifs d'Hermelles des côtes d'Europe, s'installent dans les déversoirs, couvrant parfois plusieurs dizaines de mètres carrés. Il apparaît de plus, qu'une partie des sédiments transportés par les eaux transitant pendant le jusant au-dessus du platier, ne peut franchir la crête que constitue les formations de Corallinacées lamellaires, et reste bloquée en arrière de celle-ci. Sur les dépôts ainsi piégés, peut localement s'amorcer une installation d'herbier mixte.

Prédominance des facteurs écologiques

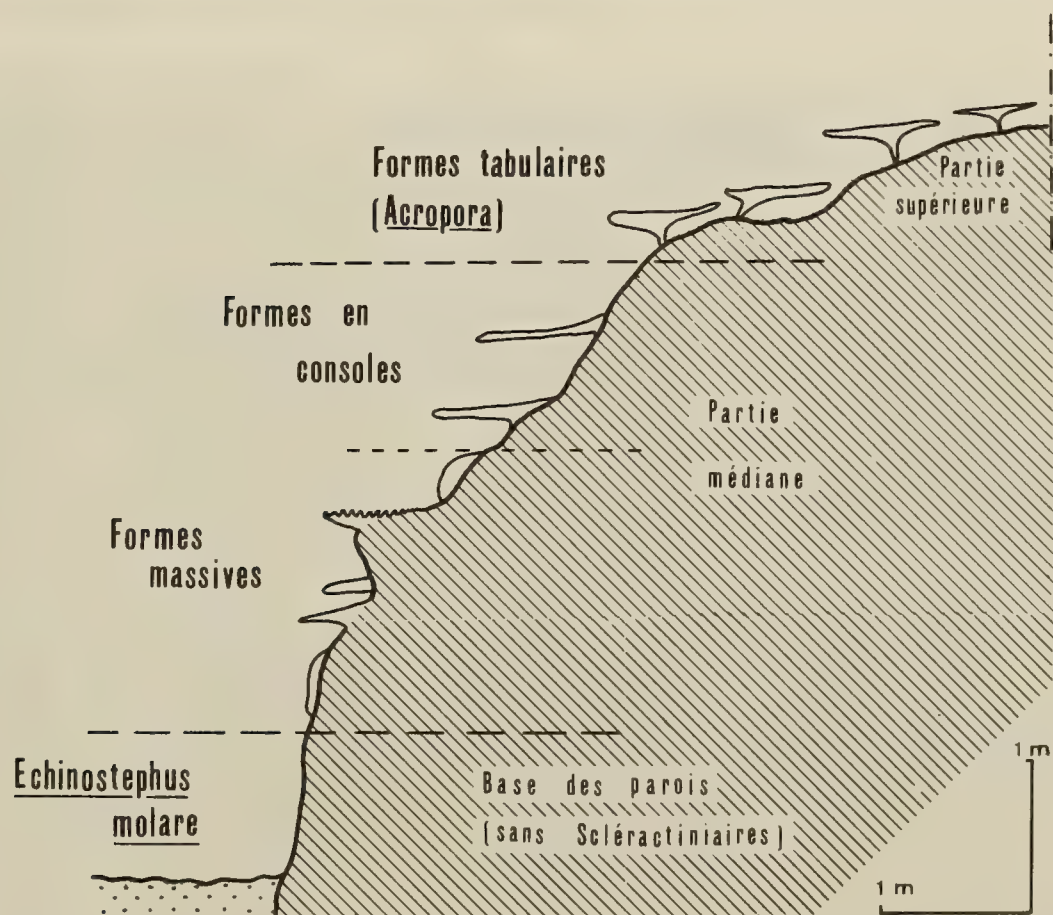
Sur le platier externe, l'écoulement de l'eau à basse mer est en général laminaire (écoulement en nappe à faible vitesse). A la limite, il peut n'être que le simple ressuyage des eaux d'imbibition des formations organogènes existant à proximité et plus haut situées dans l'étagement (levée détritique ou équivalent). Par ailleurs, le transport de matériaux sédimentaires est réduit sur le platier externe, car la plus grande partie des éléments figurés s'est déposée en amont.

Dans ces conditions, qui sont réalisées sur le glacis récifal et dans le périmètre d'influence des criques externes (au voisinage des criques mais pas sur le rebord même), se développe un peuplement à *Jania cf. rubens*, *Phyllospongia papyracea* et *Phyllospongia foliascens*.

En définitive, les écoulements d'eau et les transferts et dépôts de sédiments liés à l'embouchure du Fiherenana sont, dans l'ensemble des récifs de la région de Songeritelo, des facteurs favorisant le développement des Algues (Corallinacées aussi bien qu'Algues molles) et des Zoanthaires pour lesquels, outre celles déjà citées, les espèces suivantes ont été récoltées : *Neozoanthus tulearensis*, *Palythoa cf. heideri*, *Palythoa multisulcata*.



a. Profils des éperons-sillons



b. Zonation sur la paroi d'un sillon

Fig 27a Peuplement de la zone éperons-sillons



Fig 27 b. Pente externe, zone eperons-sillons. Profondeur 12 m.

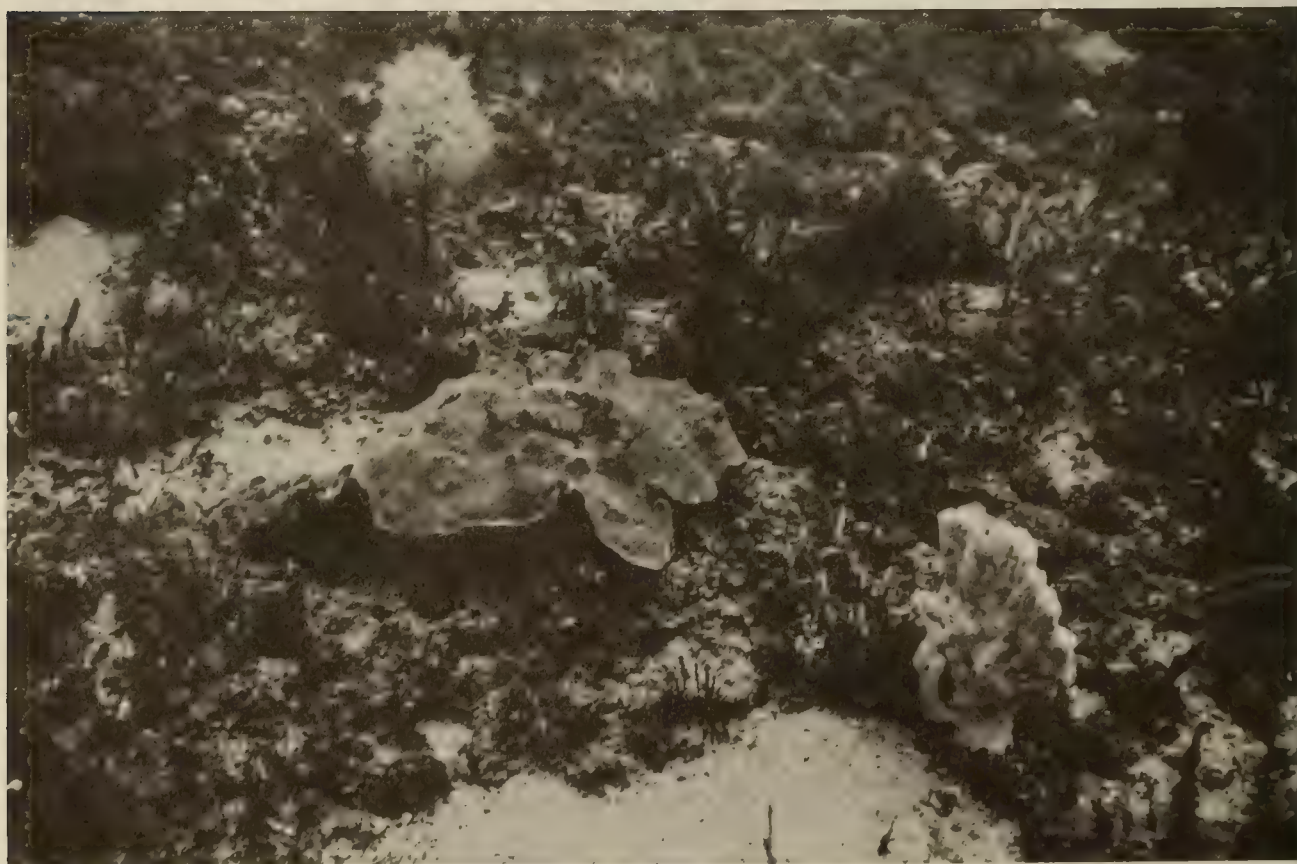


Fig 28. Dalle corallienne. Aspect à *Antipathes abies*, *Spirastrella inconstans* et *Turbinaria* sp. Profondeur 26 m.



Fig. 29 Dalle corallienne. Aspect à *Leptoseris*, Algues molles et Spongiaires divers. Profondeur 29 m.



Fig.30 Dalle corallienne. Peuplement de grands Spongiaires (*Petrosia testudinaria*, *Petrosia sp.*) Profondeur 32 m.



Fig. 31 Dalle corallienne. Peuplement à dominance d' Algues et de Spongiaires (?*Spirastrella* sp., *Clathria foliascens*)



Fig. 32 Dalle corallienne. Aspect à *Lytocarpus* spp. et *Antipathes abies*. Profondeur 45 m.



Fig. 33 Dalle corallienne. *Antipathes* sp. Profondeur 50 m.



Fig. 34 Rebord inférieur de la dalle corallienne. Aspect à *Bebryce densa*, *Tropidozoum* sp., *Stylaster duchassaingii*. Profondeur 52 m .



Fig. 35 Dalle corallienne. Aspect à *Antipathes abies* et *Cirripathes anguina*. Profondeur 50 m.

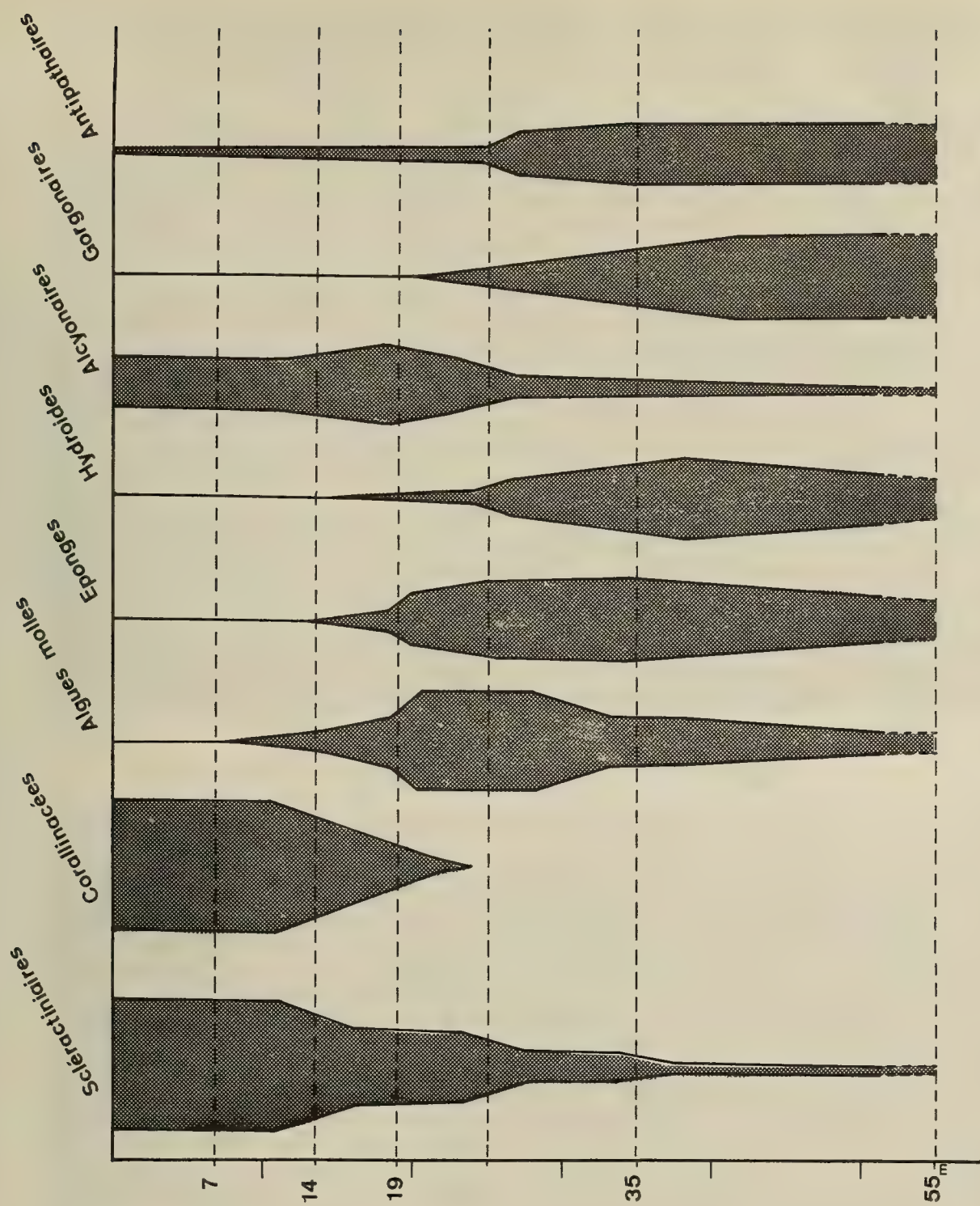
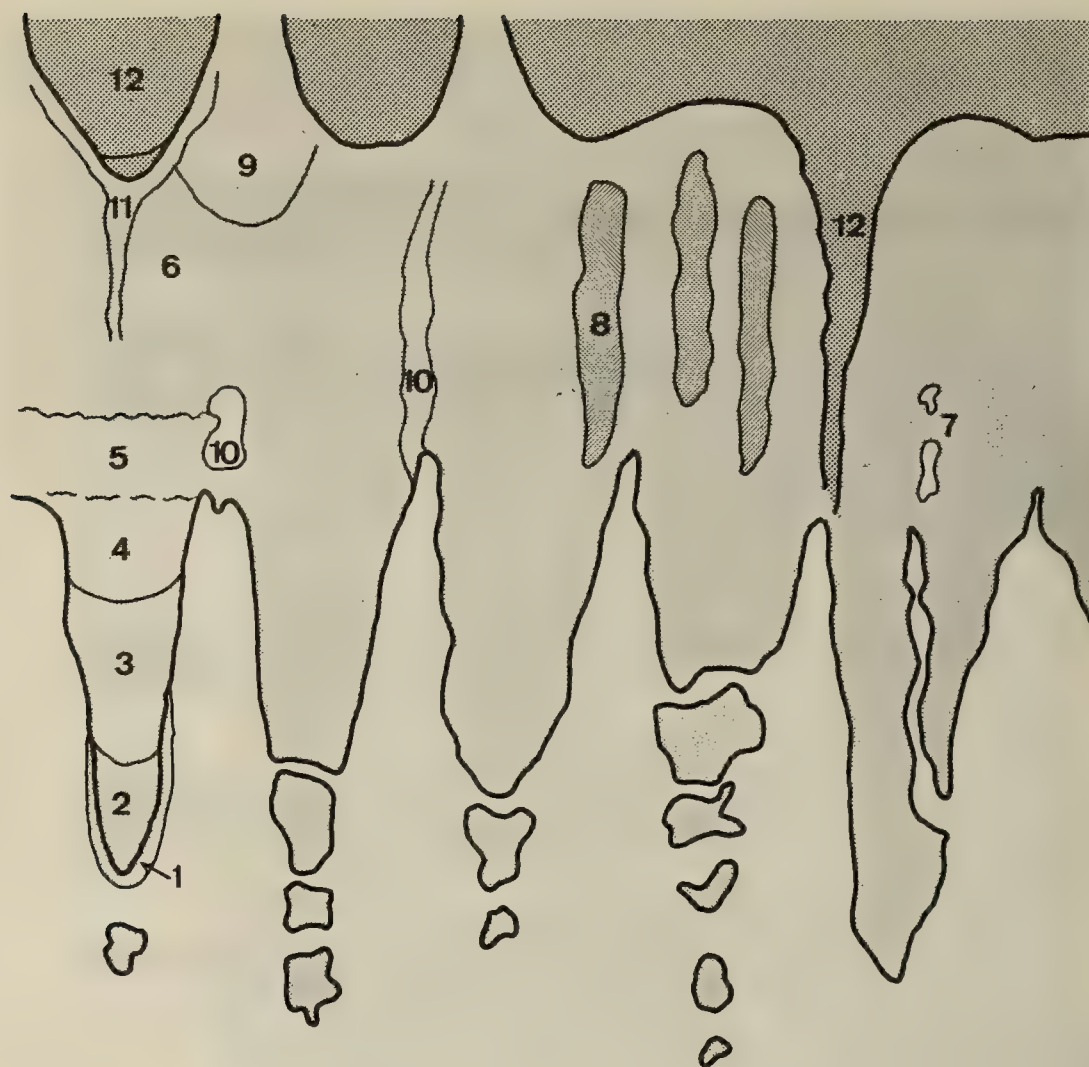


Fig 36 Variations de la composition du peuplement en fonction de la profondeur
(Pente externe)



1	Périphérie du rebord des éperons	1
2	Partie antérieure des éperons	2
3	Partie médiane des éperons	3
4	Partie basale des éperons	4
5	Ensellement externe	5
6	Glacis récifal	6
7	Trous souffleurs	7
8	Banquettes résiduelles	8
9	Cônes d'épandage	9
10	Rainures ou tranchées	10
11	Rigoles de drainage des dômes	11
12	Couloir d'alimentation	12

Fig. 37 a Les biotopes du platier externe.

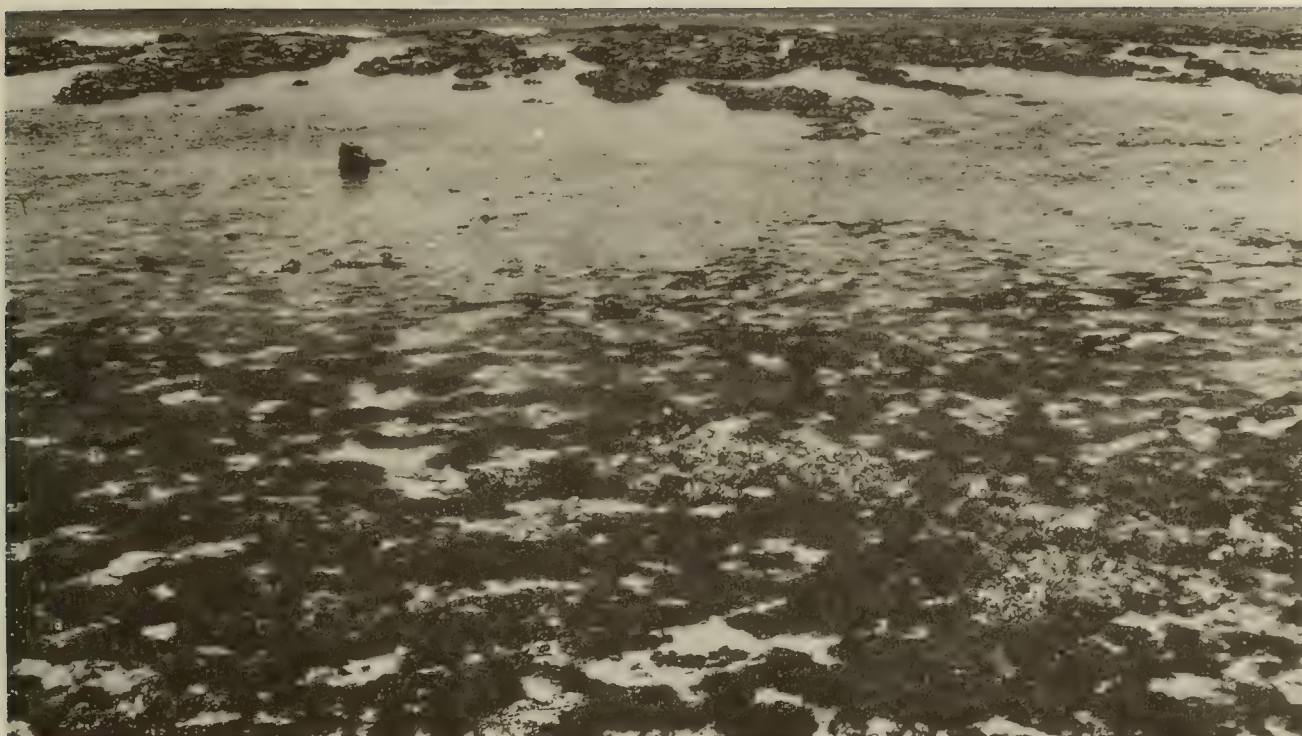


Fig.37b Aspect général du platier externe (glacis, ensellement, plateforme supérieure des éperons).



Fig.37c Plateforme supérieure des éperons, à basse mer de grande vive eau.

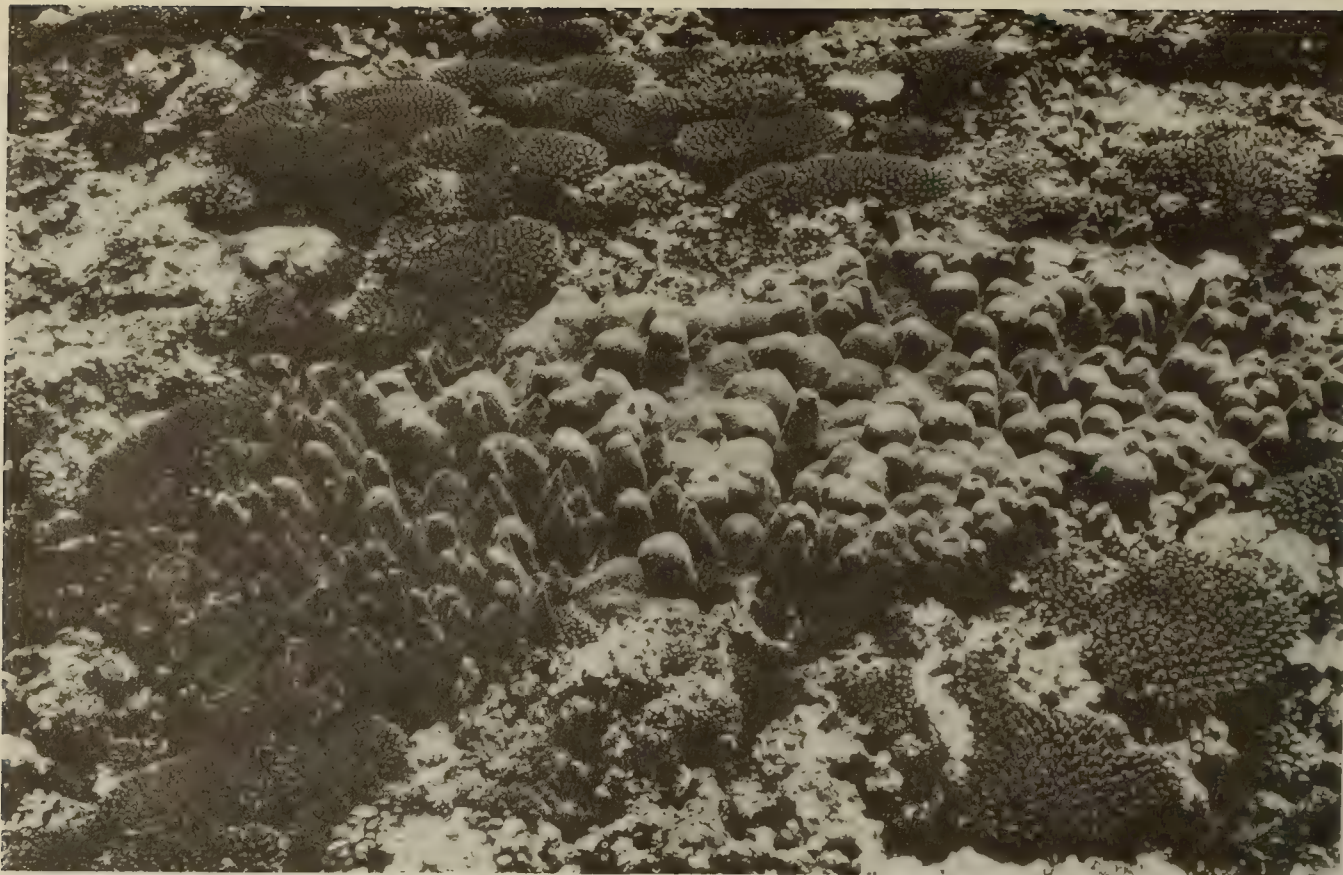


Fig. 38 Plateforme supérieure des éperons. Peuplement à *Acropora cf penguins* et *Acropora humilis*.



Fig. 39 Rebord de la plateforme supérieure des éperons. Aspect à *Acropora decipiens*.



Fig.40 Levée détritique. Grand Récif, secteur centre-Sud.



Fig. 41 Platier interne : Platier compact (Antseteky).

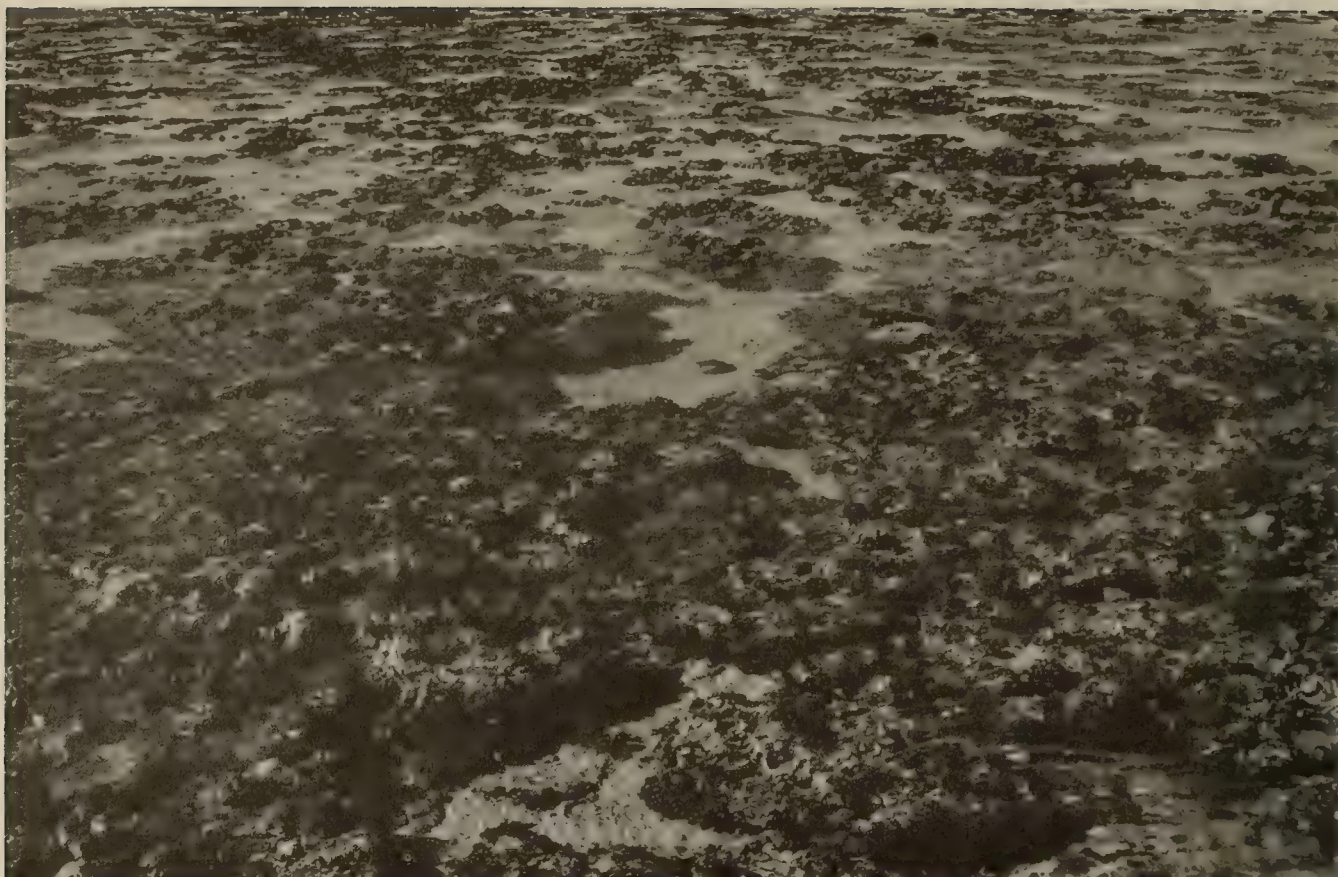


Fig.42 Platier interne en réseau (Grand Récif).



Fig.43 Platier interne à alignements coralliens
(Zone centrale du Grand Récif).



Fig. 44 Platier interne construit et dépression médiane secondaire (Secteur centre-Sud).

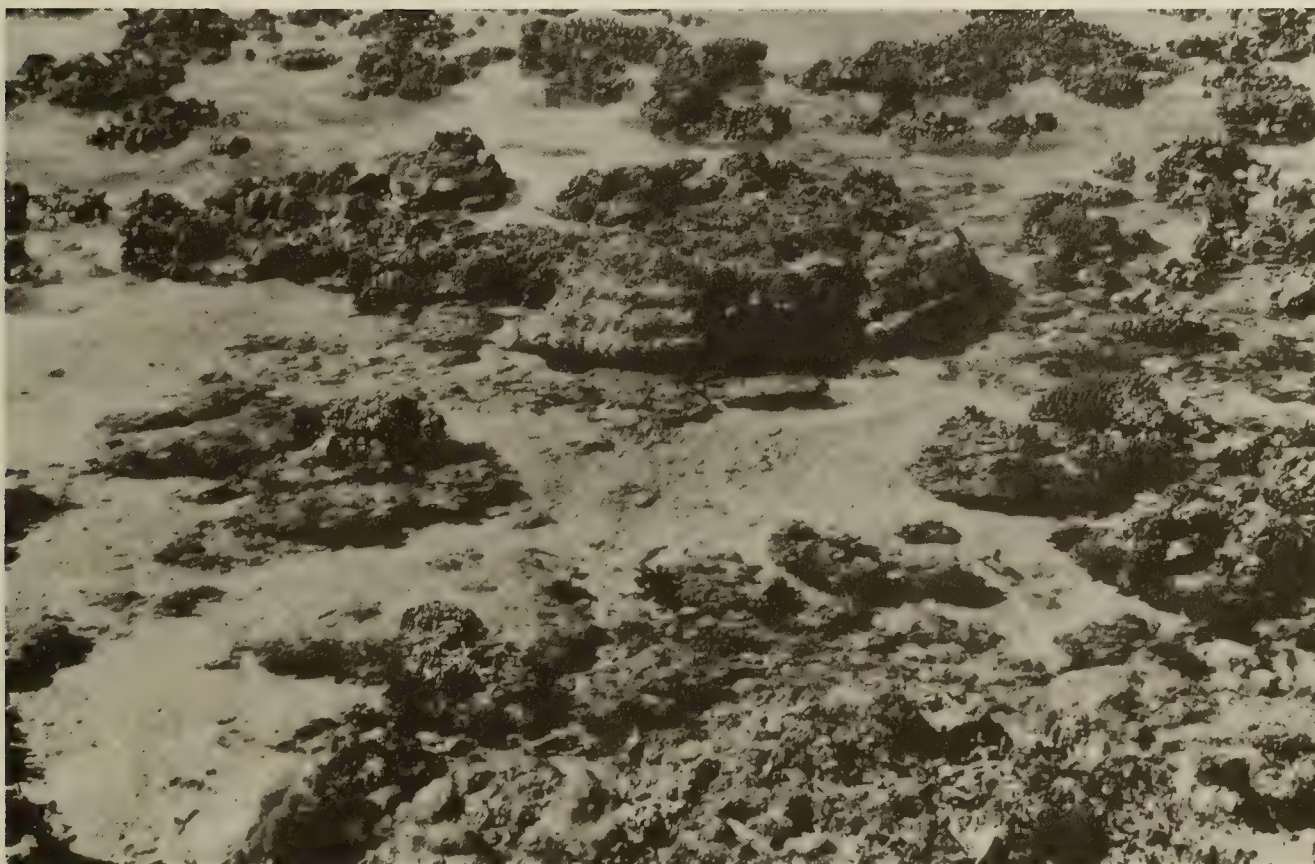


Fig. 45 Platier à éléments dispersés.



Fig. 46 Platier à microatolls (Zone centrale Grand Récif).



Fig. 47 Herbiers épirécifaux à *Thalassodendron ciliatum*.



Fig. 48 Banc de sable et banquettes de rétention à *Mesochaetopterus minutus* (Mitsatobe).



Fig. 49 Herbiers à *Syringodium isoetifolium*, sur la partie la plus interne du platier.



Fig. 50 Herbiers épirécifaux. Pelouse mixte à *Thalassia hemprichii*, *Syringodium isoetifolium*, *Halodule uninervis*.

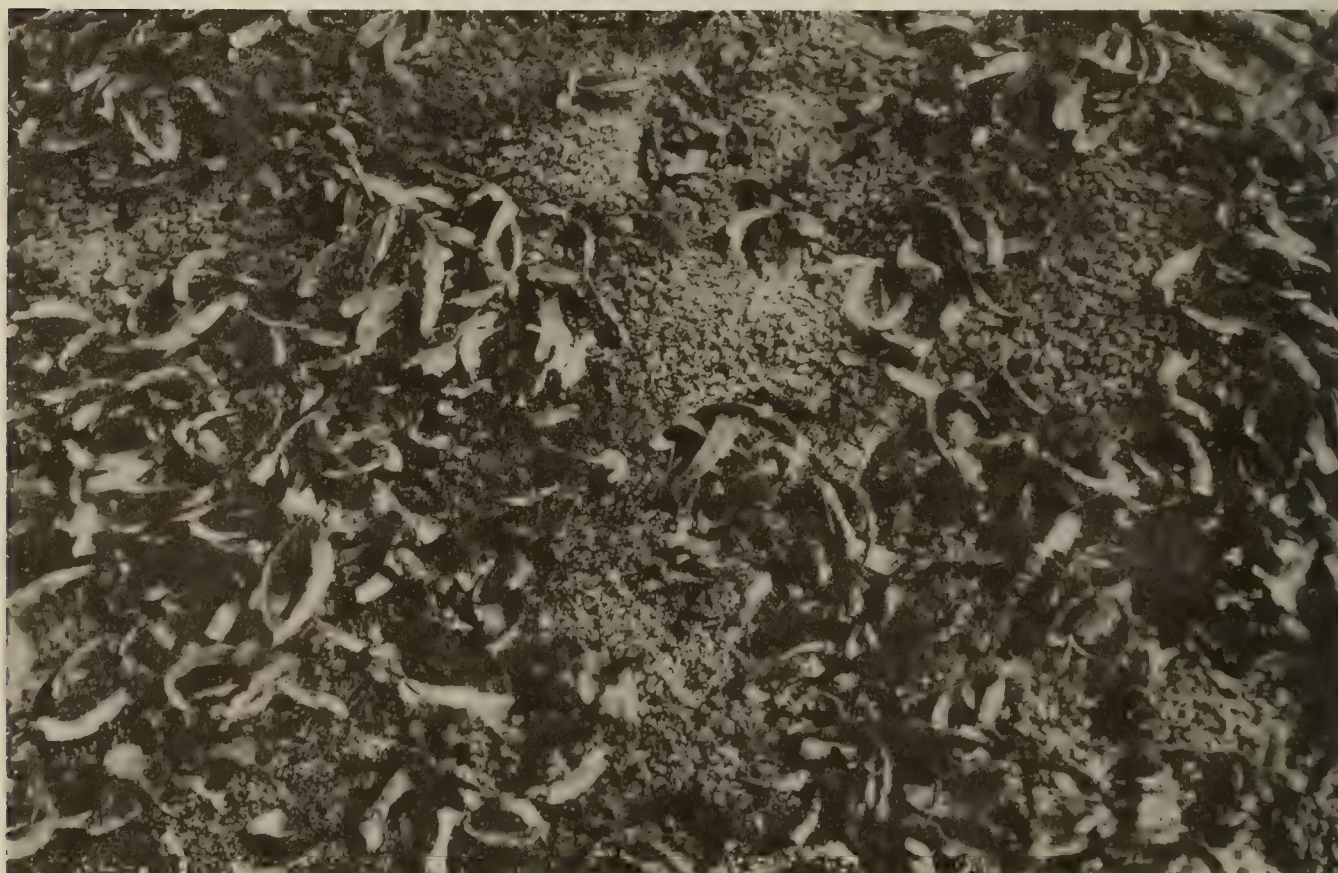


Fig. 51 Peuplement de *Goniopora stokesi* dans un herbier à *Thalassodendrum ciliatum*.



Fig. 52 Pente interne : Herbier à *Cymodocea serrulata*, *Cymodocea rotundata*, *Halodule uninervis*. Profondeur 4 m.

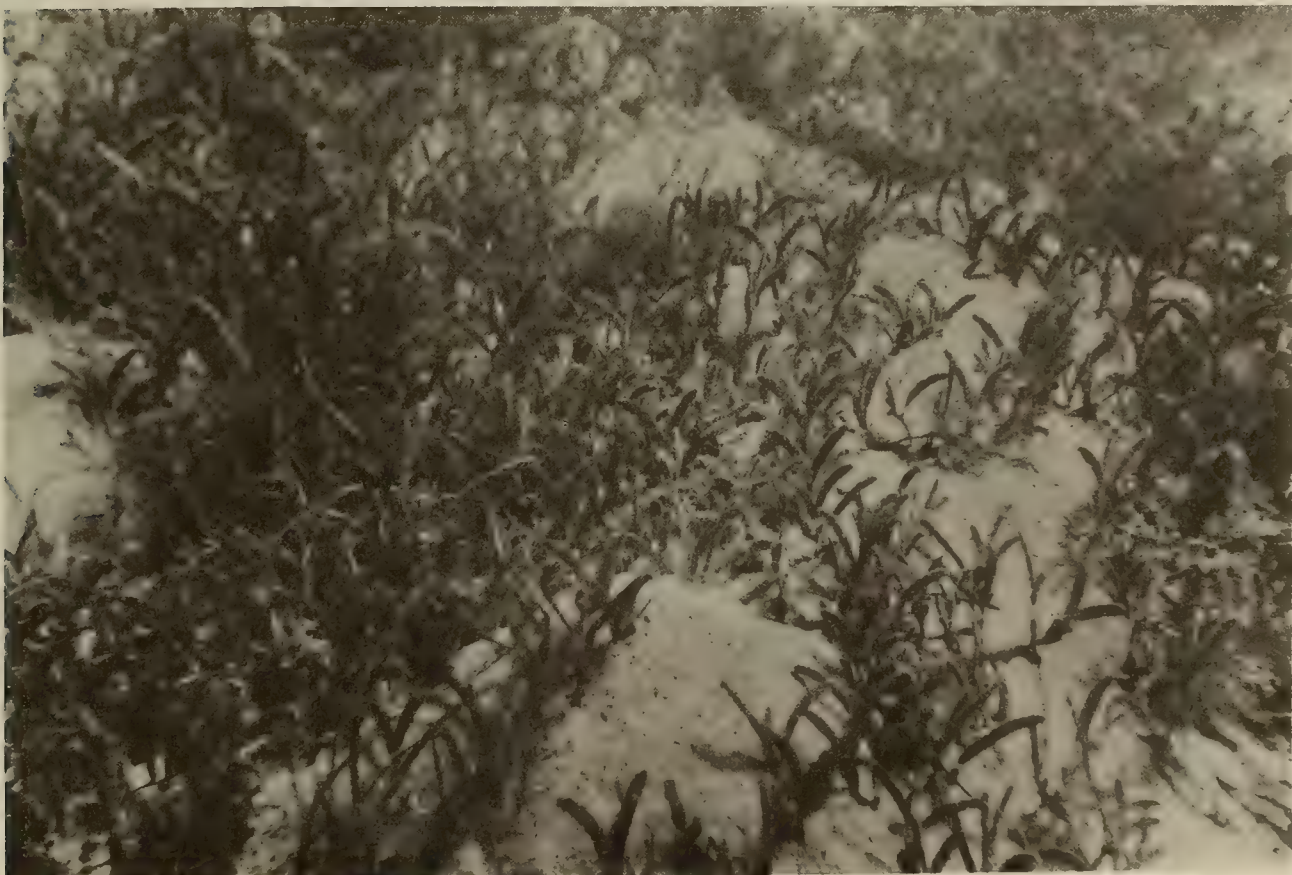


Fig. 53 Pente interne : Herbier à *Halophila stipulacea*. Profondeur 7 m.

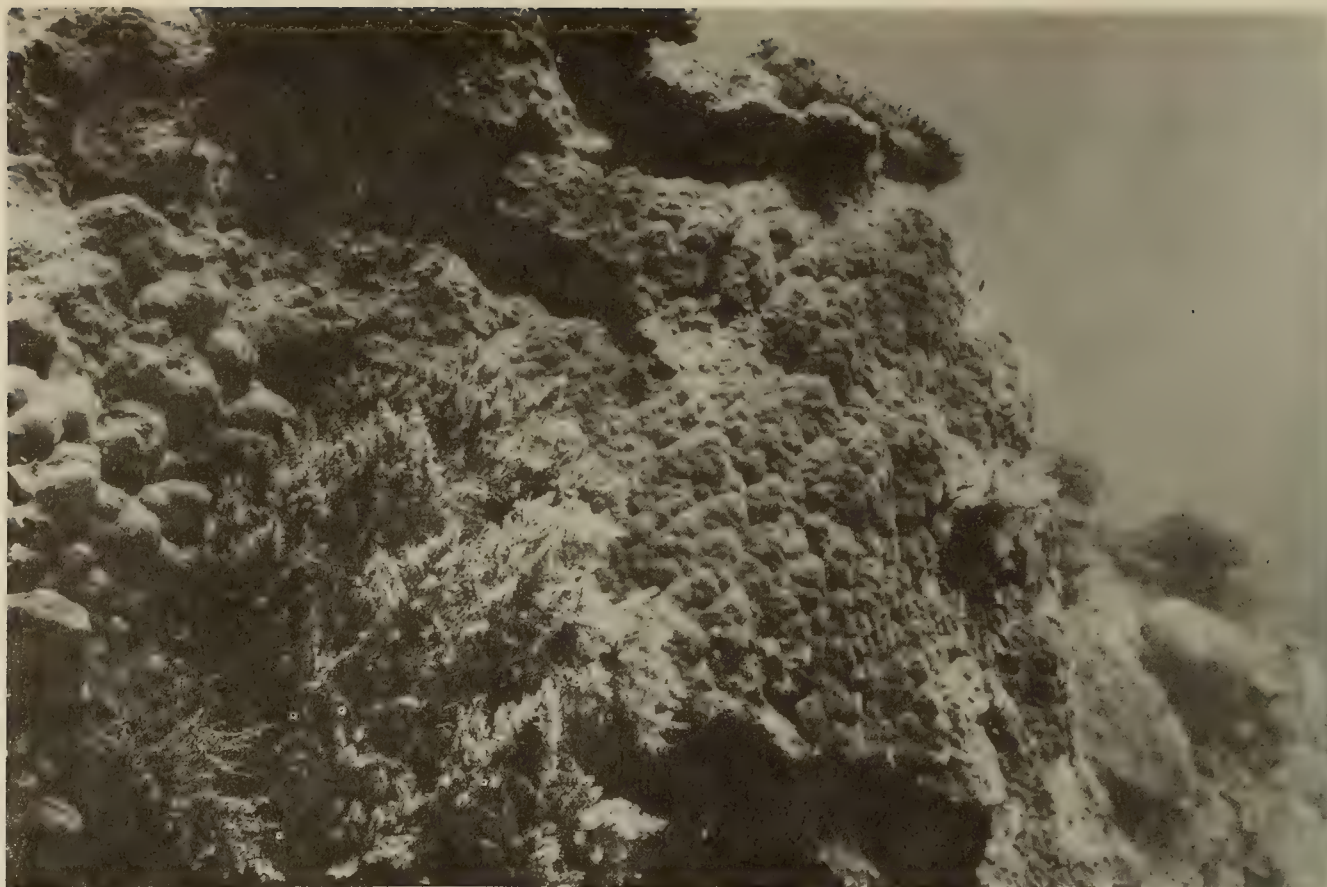


Fig. 54 Pente interne à *Porites somaliensis*. Profondeur 6 m.



Fig. 55 Pente interne : Peuplement à *Acropora pharaonis*,
et *Montipora foliosa*. Profondeur 2 m.



Fig.56 Formation corallienne de lagon :
Massif de *Porites somaliensis*.
Profondeur 5 m.



Fig.57 Pente des vasques et lagons enclavés: Peuplement à *Millepora intricata*, *Coelogorgia palmosa*, *Pavona* sp. Profondeur 5 m.



Fig. 58 Pente des vasques et lagons enclavés ; Peuplements à *Halomitra philippinensis*. Profondeur 8 m.

Fig 59 Déversoirs de la Grande crique (Ankolatsy bé)

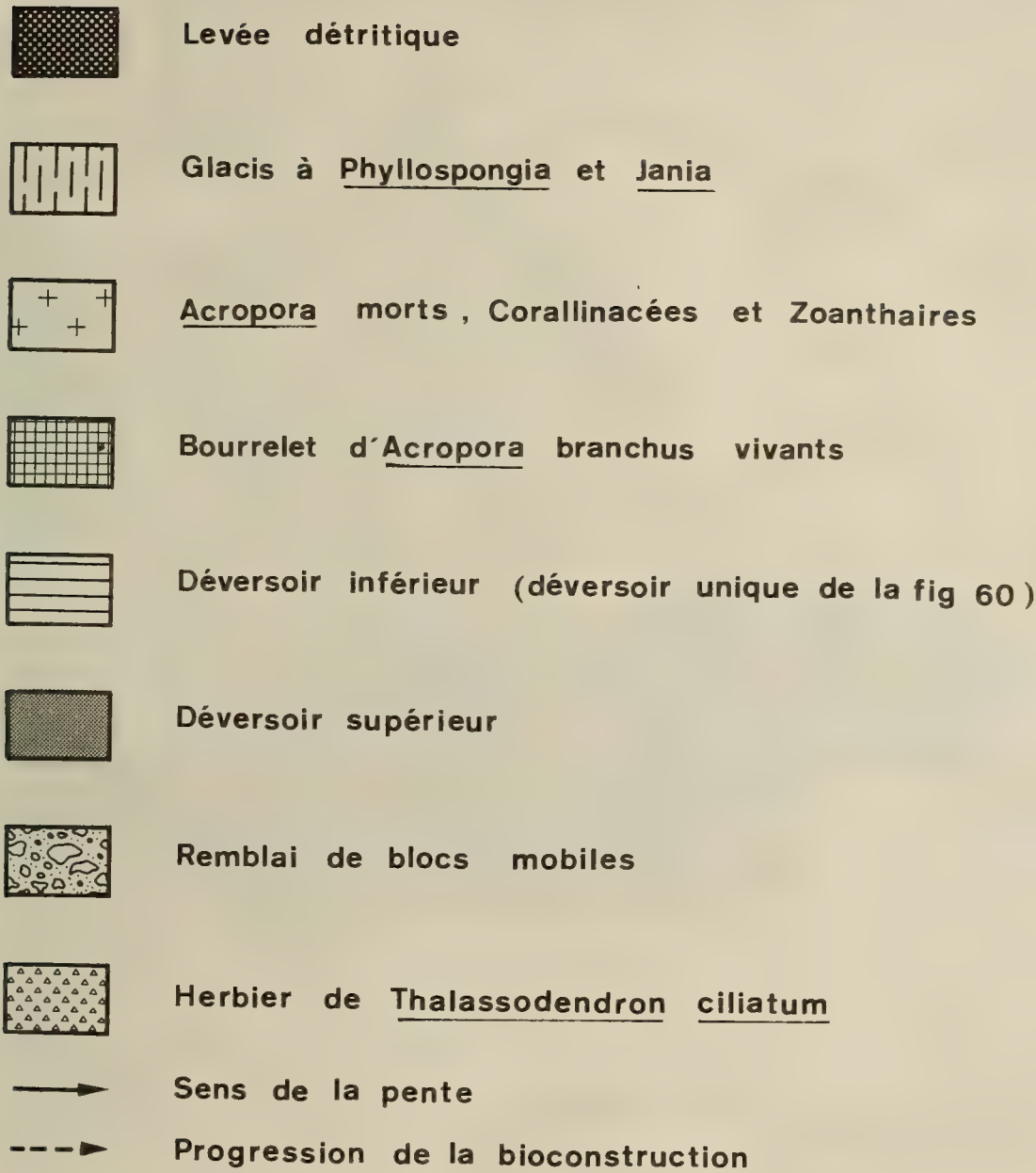
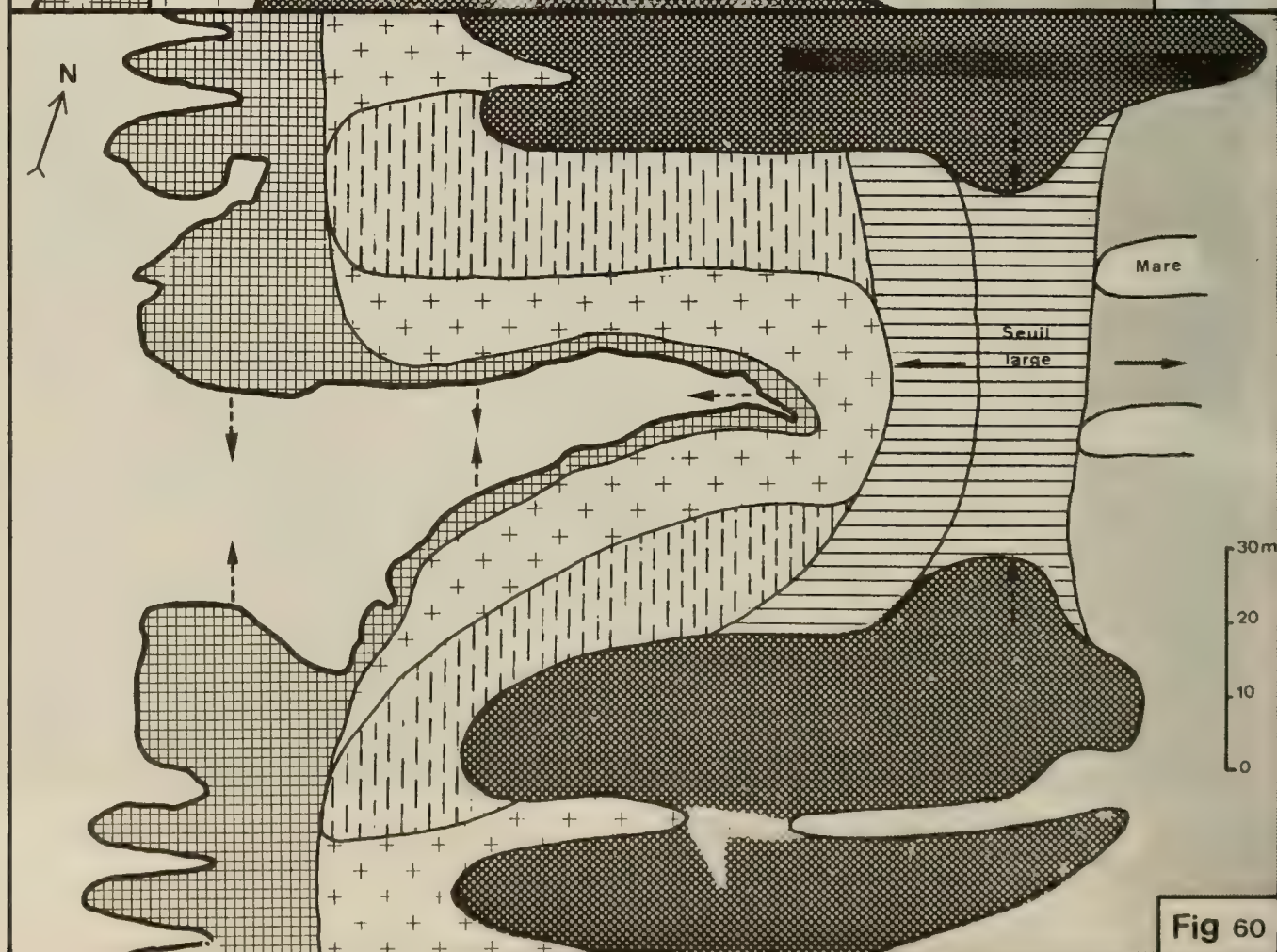
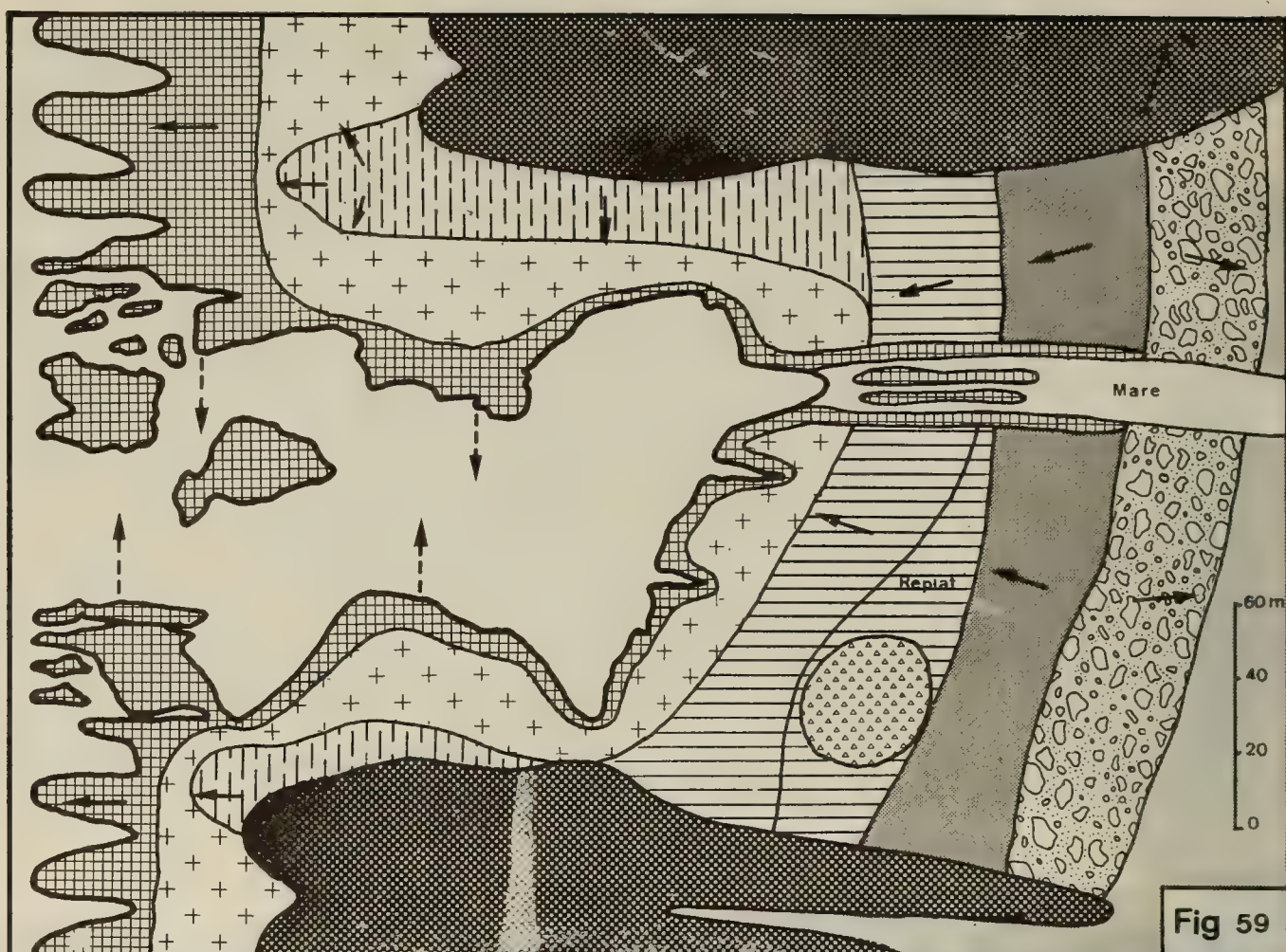


Fig 60 Déversoir de la crique en V (Ankolatsy kely)



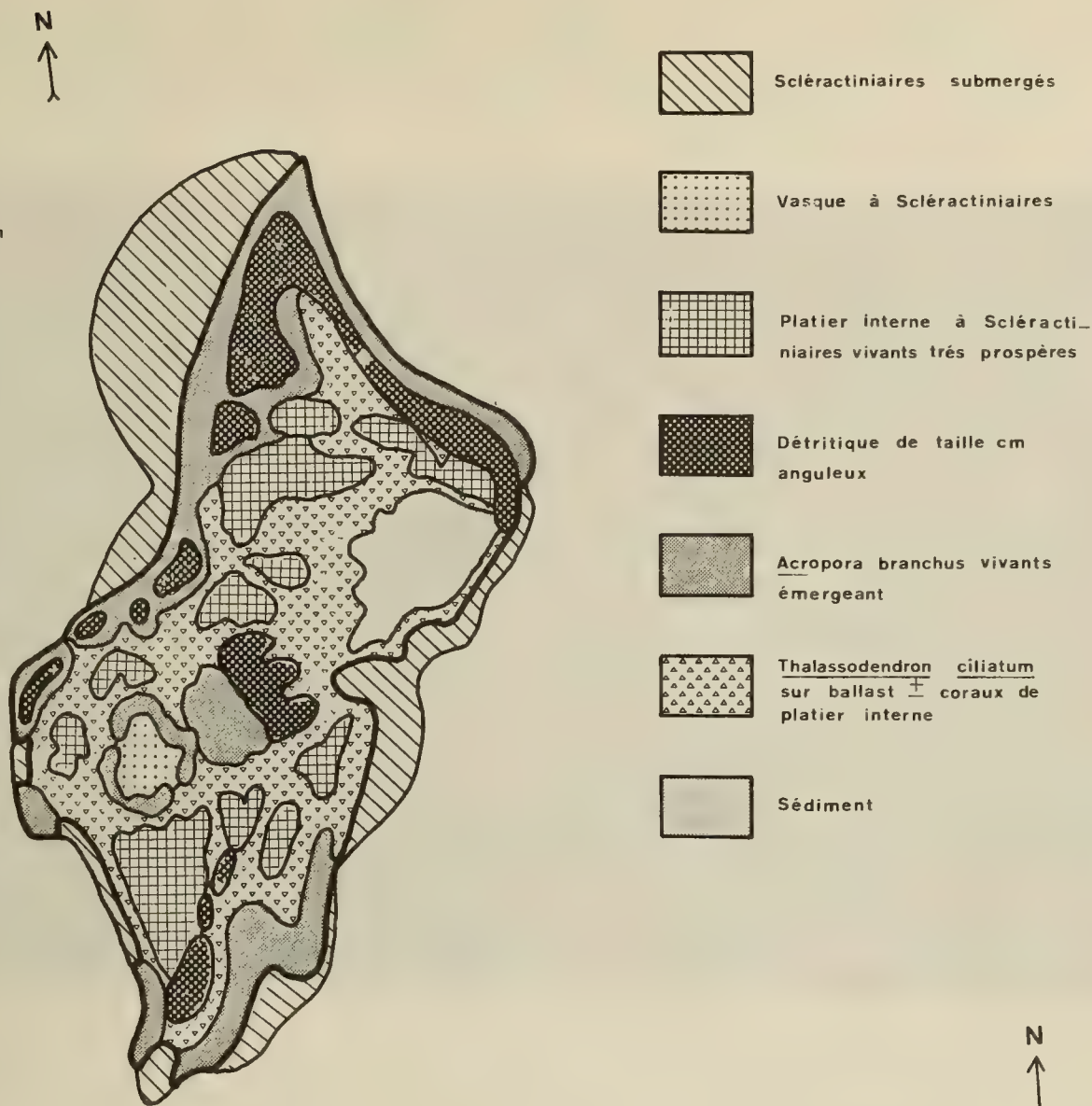


Fig 61 Îlot de Foli

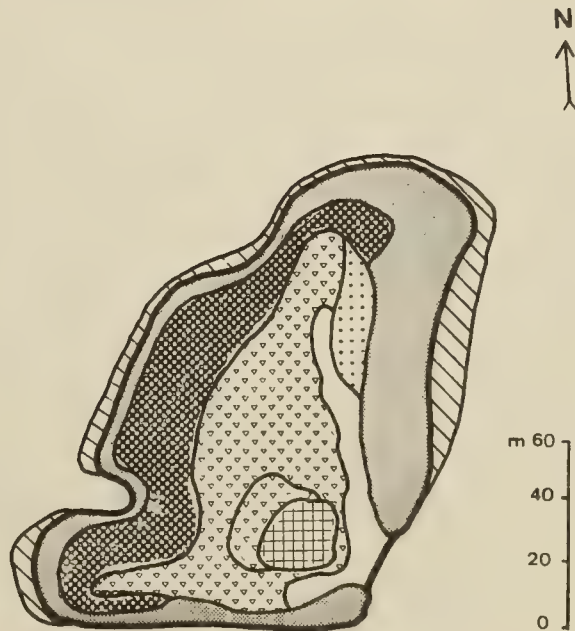


Fig 62 Îlot nord de Beloza



Fig. 63 Champ de Scléractiniaires branchus
(Récif sud-Ifaty)

Q U A T R I E M E P A R T I E

RESULTATS SYNTHETIQUES

PROBLEMES FAUNISTIQUES ET ZOOGEOGRAPHIQUES

LA FAUNE DE SCLERACTINIAIRES DE MADAGASCAR

En raison des imperfections de la systématique des Scléractiniaires, les considérations d'ordre biogéographique doivent être limitées au niveau des genres, ou à la rigueur, des sous-genres.

Dans l'état actuel de nos travaux, le nombre de genres et sous-genres hermatypiques est de 61, à Tuléar, et de 62 pour l'ensemble de Madagascar. (Le genre *Polyphyllia*, présent dans les récifs du Nord Ouest, n'a jamais été observé à Tuléar).

Ces valeurs sont tout à fait remarquables, car elles font de Tuléar la localité, et de Madagascar la région, renfermant la faune de Scléractiniaires la plus riche de l'ensemble de l'Indopacifique.

Ces résultats appellent un certain nombre de commentaires :

1 - La faune de Scléractiniaires est, de beaucoup, plus diversifiée que ne le laissait prévoir le travail classique de WELLS (1954), qui est, tout au moins pour l'Océan Indien, basé largement sur des données incomplètes et des extrapolations.

En fait, bien que Madagascar occupe une position latérale par rapport à l'ensemble de la zone tropicale indo-pacifique, (ce qui pourrait expliquer une certaine pauvreté, dans l'hypothèse d'un "noyau de dispersion" centré sur l'Archipel malais), la simple valeur des températures moyennes des eaux permettait de prévoir l'existence d'une faune plus riche.

On ne doit pas oublier que Tuléar est à la même latitude que Heron Island (groupe du "Capricorne"), dans la partie Sud de la Barrière du Queensland où, toujours d'après Wells, il existe 34 genres et sous-genres de Scléractiniaires.

2 - Il ne paraît pas logique de considérer Madagascar comme la région présentant le maximum de diversité générique (PICHON, 1971). L'état de nos connaissances sur la zoogéographie des Scléractiniaires est notoirement insuffisant, et les diverses régions ont été très inégalement prospectées, ce qui confère un caractère fragile et provisoire à toutes les hypothèses que l'on peut échauffer dans ce domaine.

L'absence d'information relative à une région donnée fait inévitablement, et souvent à tort, considérer celle-ci comme pauvre, ainsi que l'a souligné récemment FAURE (1973 b) : "Parallèlement au manque d'informations relatives à la morphologie des Mascareignes jusqu'à ces dernières années, le manque de données sur la composition faunistique a pu faire croire à une pauvreté relative en Madréporaires de ces îles".

On peut, tout au moins, affirmer que les valeurs élevées obtenues à Madagascar prouvent le profit que l'on peut tirer d'études suivies, menées à partir de laboratoires établis en zone récifale.

3 - Des informations zoogéographiques du plus grand intérêt peuvent être extraites des travaux plus récents de ROSEN (1971 b) et de PILLAI (1972). ROSEN indique l'existence de 60 genres et sous-genres de Scléractiniaires hermatypiques dans les Maldives méridionales, 57 aux Seychelles, 55 à Aldabra, 52 pour Aden Djibouti, 51 en mer Rouge (Soudan).

L'Océan Indien occidental, dans son ensemble, présente donc, une diversité générique très forte, et qui était jusqu'à maintenant demeurée insoupçonnée, avec en particulier, une "dorsale" allant de Madagascar à Ceylan et à l'Inde méridionale, en passant par le groupe Aldabra, les Seychelles, les Maldives. On doit d'ailleurs remarquer que les îles sont rares dans l'Océan Indien oriental, et les côtes continentales ne sont pas favorables à l'existence de formations coralliennes (Golfe du Bengale, par exemple).

4 - Une analyse de la composition de la faune de Scléractiniaires hermatypiques de Tuléar, et sa comparaison, en particulier, avec celle du foyer de dispersion indonésien permet d'isoler plusieurs groupes de genres et sous-genres, ayant chacun une signification zoogéographique particulière :

a) Genres largement répandus dans tout l'Indo-Pacifique tropical : 36 genres et sous-genres se répartissant en deux groupes :

Groupe I. 12 genres et sous-genres présents dans plus de 50 % des localités de l'Océan Indien pour lesquelles on possède des informations pertinentes : *Acropora*, *Pocillopora*, *Porites* (*Porites*), *Favia*, *Favites*, *Montipora*, *Pavona* (*Pavona*), *Galaxea*, *Platygyra*, *Fungia* (*Fungia*), *Cycloseris*, *Stylophora*.

Ces formes présentes dans la majorité des localités sont celles qui, dans les récifs de Tuléar, présentent la plus forte abondance-dominance ; il en est d'ailleurs de même dans les autres régions.

Une exception toutefois : *Cycloseris*, qui est rare aussi bien à Tuléar que dans l'ensemble des récifs coralliens de Madagascar. Aucune cause manifeste ne peut, en l'état actuel de nos recherches, expliquer cette anomalie. Signalons également que ce groupe renferme des formes à colonies massives qui figurent parmi les constructeurs récifaux primaires dans les zones de mode agité ou battu.

Groupe II. 24 genres et sous-genres répartis dans tout l'Indo-Pacifique tropical, présents dans 25 à 50 % des localités de l'Océan Indien :

Goniastrea, *Lobophyllia* (*Lobophyllia*), *Hydnophora*, *Cyphastrea*, *Turbinaria*, *Echinopora*, *Psammocora* (*Psammocora*), *Goniopora*, *Plesiastrea*, *Coscinarea*, *Herpolitha*, *Leptastrea*, *Seriatopora*, *Pachyseris*, *Astreopora*, *Leptoria*, *Fungia* (*Pleuractis*), *Fungia* (*Verrillofungia*), *Leptoseris*, *Alveopora*, *Acanthastrea*, *Psammocora* (*Plesioseris*), *Fungia* (*Danafungia*), *Symphyllia*.

Là encore, on doit noter, dans les récifs que nous avons étudiés, la rareté de 2 genres : *Astreopora* et *Plesiastrea*, (qui est souvent confondu avec d'autres Faviidae, et qui n'est jamais très abondant, bien qu'il supporte des températures sensiblement plus basses que beaucoup d'autres Scléractiniaires hermatypiques ; *Plesiastrea* existe, par exemple, le long de la côte méridionale de l'Australie).

b) Groupe III . Genres et sous-genres répandus à travers tout l'Indo-Pacifique, mais présents dans moins de 25 % des localités de l'Océan Indien (distribution dispersée) :

Fungia (*Ctenactis*), *Porites* (*Synaraea*), *Merulina*, *Stylocoeniella*, *Mycedium*, *Oulophyllia*, *Echinophyllia*, *Podabacia*, *Diploastrea*, *Trachyphyllia*, *Oxyopora*, *Plerogyra*, *Pectinia*, *Cynarina*.

c) Le Groupe IV renferme 4 genres, peu répandus dans l'Océan Indien, et qui paraissent se répartir en fonction d'un foyer de dispersion indo-malais. (Présence et abondance plus forte lorsque l'on se rapproche de la région indo-malaise : localités de l'Est de l'Océan Indien) : *Caulastrea*, *Halomitra*, *Polyphyllia* (dans le N.W. de Madagascar, seulement), *Parascolymia*.

d) Le Groupe V enfin, est plus hétérogène. Il renferme :

- les genres dont la distribution paraît être limitée à l'Ouest de l'Océan Indien : *Siderastrea*, *Horastrea*, *Gyrosmilia* (que nous avons mentionné, en 1964, sous le nom de *Ctenella*) ;

- les genres dont la signification zoogéographique ne peut encore être précisée : *Physogyra*, *Blastomussa*, *Agariciella*, *Montastrea*, *Anomastrea* (*Pseudosiderastrea*).

Il convient de noter que quelques uns des genres appartenant à ce dernier groupe sont bien représentés à Tuléar : *Horastrea*, *Gyrosmilia*, *Blastomussa* tout particulièrement, et, dans une moindre mesure, *Agariciella* et *Physogyra*.

5 - La faune de Scléractiniaires de Tuléar se signale par l'absence d'un certain nombre de genres ou sous-genres que l'on pouvait, logiquement, espérer rencontrer dans les édifices récifaux de cette région :

- *Anomastrea* (*Anomastrea*) qui existe aux Seychelles, sur la côte Mozambique, sur celle du Natal, et très probablement à Aldabra,

- *Psammocora* (*Stephanaria*) qui est un sous-genre assez largement répandu dans l'Indo-Pacifique, présent aux Maldives, aux Seychelles, sur la côte Est Africaine, en Mer Rouge, à Ceylan, etc, ...

- *Euphyllia*, qui est lui aussi largement répandu (Mer Rouge, Djibouti, Ceylan, Maurice, Maldives) mais, qui curieusement, manque également aux Seychelles et à Aldabra.

L'absence de *Pavona* (*Polyastra*) et de *Anacropora*, qui existent, l'un et l'autre, aux Seychelles et à Aldabra, est moins surprenante car ils sont assez peu répandus.

Il en est de même de *Ctenella* qui n'est connu que des Chagos et de Sâya de Malha.

LE PROBLEME DU CENTRE DE DISPERSION

Les résultats de ROSEN (1971 b), ainsi que ceux que nous avons présentés dans ce mémoire, concourent à démontrer la très grande richesse en Scléractiniaires de l'Ouest de l'Océan Indien, riches- se au moins égale, sinon supérieure à celle du foyer de dispersion indonésien.

On est donc, conduit à poser la question de savoir si, pour l'ensemble de l'Indo-Pacifique tropical, il existe *un* (archipel indo- nésien) ou *deux* (archipel indonésien et région Ouest indienne) foyers de dispersion de la faune de Scléractiniaires. Cette hypothè- se de l'existence possible de deux centres de dispersion, déjà for- mulée par ROSEN (1971 b) mérite d'être mentionnée à nouveau ici, car nos propres résultats seraient un argument en sa faveur. Il ne paraît cependant pas possible de trancher de façon définitive, tant nos con- naissances biogéographiques sont incomplètes. On ne peut, en effet, exclure la possibilité de l'existence d'un unique foyer de dispersion indo-pacifique, centré sur l'Archipel indonésien, *mais beaucoup plus étendu qu'on ne l'avait supposé primitivement*, puisqu'il engloberait au moins Madagascar et les archipels s'étendant entre cette île et le Sud de l'Inde.

Cet unique foyer serait apparemment scindé en deux du fait de l'existence d'une "barrière est-indienne", au Sud du Golfe de Bengale (absence de guirlandes insulaires servant de relai). L'ouest de l'Océan Indien serait alors à considérer comme une sous-province géographique.

La solution définitive de cette question réside dans l'Archipel indonésien lui-même, en particulier dans sa région occidentale où il serait souhaitable d'intensifier les recherches ayant trait à ce pro- blème.

PROBLEME DES REGIONS MARGINALES

D'un point de vue *biogéographique*, les régions marginales de distribution de la faune de Scléractiniaires se caractérisent :

- par un net appauvrissement qualitatif et quantitatif des composants (trop faibles valeurs des températures minimales),
- par l'apparition des formes "endémiques" propres à chacune des régions marginales.

Ainsi que le souligne ROSEN, les régions véritablement marginales sont peu développées dans l'Océan Indien : on ne peut guère prendre en considération, en effet, que la côte Sud Ouest de l'Australie, la côte Sud Africaine et, dans une certaine mesure, le golfe persique. Dans ce dernier, c'est la combinaison des hautes températures et des fortes salinités qui contribue à l'appauvrissement de la faune de Scléractiniaires.

Au niveau générique, l'existence d'une faune marginale spécifique est à peine décelable (*Anomastrea* caractériserait la région Sud Africaine, et *Homophyllia* la région Sud Ouest de l'Australie).

A Madagascar, la faune de Scléractiniaires est remarquablement homogène du Nord au Sud de l'île, puisque à une exception près (*Polyphyllia*), il y a une parfaite identité au niveau générique, entre Nossi Bé et Tuléar, malgré une différence de latitude de 10 degrés entre ces deux localités. Il ne fait aucun doute cependant que Tuléar représente l'extrême Sud Ouest de la zone de diversité maximale de l'Ouest de l'Océan Indien. Bien que nos données soient fragmentaires, il est néanmoins évident qu'au Sud de l'Onilahy, les récifs sont très pauvres en espèces, et de plus en état de vitalité réduite. (Cette pauvreté en Scléractiniaires hermatypiques est liée aux valeurs minimales relativement faibles des températures de surface).

On ne peut actuellement affirmer que la zone située au Sud de l'Onilahy constitue réellement une région "marginale" au sens zoogéographique. Elle pourrait ne représenter que l'aspect normal d'appauvrissement à la frontière du domaine géographique d'extension des Scléractiniaires hermatypiques. (Il serait intéressant d'y rechercher la présence éventuelle d' *Anomastrea irregularis*).

Quoiqu'il en soit, on doit noter l'extrême rapidité de cet appauvrissement (lié à la rapide diminution des températures) puisque on passe presque sans transition d'une zone où la faune est très diversifiée à une zone où elle est, au contraire, très raréfiée. Ce caractère serait une des particularités de la faune malgache de Scléractiniaires.

Nous en terminerons avec les questions d'ordre faunistique, en faisant remarquer que la richesse particulière en Scléractiniaires de la région de Tuléar est due à la conjonction de facteurs zoogéographiques (qui ne représentent qu'une potentialité d'existence) et de facteurs écologiques, la diversité des biotopes permettant à chaque Scléractiniaire "possible" de trouver la niche écologique qui lui convient et de s'installer effectivement.

BIONOMIE DES PEUPELEMENTS A DOMINANCE D'ANTHOZOAIRE

I - REPARTITION DES SCLERACTINIAIRES

A - Diversité spécifique

Nous considèrerons, en accord avec PORTER (1971 a) que, pour les Scléractiniaires hermatypiques, le nombre d'espèces est le plus simple et l'un des meilleurs indices de diversité spécifique.

Le nombre d'espèces de Scléractiniaires présents dans chaque biotope est indiqué dans la figure n° 64. Sur cette figure, apparaît nettement une certaine irrégularité dans la diversité spécifique des biotopes ou groupes de biotopes, (alternance de biotopes riches en espèces et de biotopes pauvres). On remarque notamment les deux faits suivants :

- en moyenne, les platiers sont moins riches que les pentes;
- les biotopes de platier les plus pauvres en espèces sont ceux qui, soit assèchent le plus (glacis, levée détritique), soit correspondent à des zones de dépôts sédimentaires importants (accumulation sableuse du platier interne). A l'inverse, les biotopes du platier dans lesquels on observe une rétention d'eau à basse mer (ensellement externe, formations construites de platier interne et dépression médiane) seront plus riches en espèces.

Ainsi, se dégagent d'ores et déjà deux facteurs qui limitent le développement des Scléractiniaires et donc, des récifs coralliens : exondation et facteur sédimentation.

Par ailleurs, dans les zones n'émergeant pas (élimination du facteur exondation) apparaît très nettement l'influence du mode, la diversité spécifique étant d'autant plus grande que le mode est plus protégé.

C'est ainsi que la faune de Scléractiniaires des biotopes du platier à formations construites et de la dépression médiane (à l'abri de la levée détritique) est plus diversifiée que celle de l'ensellement externe. Le même phénomène est observé sur les pentes récifales : l'ensemble des biotopes de pente de lagon (pente interne, vasques et lagons enclavés, pente des récifs internes) est beaucoup plus riche en espèces que les horizons de même profondeur (zone éperons-sillons) de la pente externe.

D'autres facteurs interviennent aussi sur les pentes, pour modifier la diversité spécifique d'un biotope à l'autre :

- le facteur lumière sur la pente externe, facteur dont l'influence se traduit par une diminution régulière du nombre d'espèces en fonction de la profondeur, sur la dalle corallienne ;

- le facteur sédimentation pour les pentes de lagon, les plus envasées d'entre elles (pente des récifs internes) présentant la faune la moins riche.

La diversité spécifique des Scléractiniaires dans les différents biotopes est donc directement liée à l'influence prépondérante des facteurs exondation, sédimentation, mode, pénétration de la lumière.

	Zone éperons-sillons	Influence prépondérante du mode
Pente externe		
	Dalle corallienne	Influence prépondérante de la lumière
Platier		Influence prépondérante du mode
Pente interne		Influence secondaire de la sédimentation

B - Abondance- dominance des Scléractiniaires dans les divers biotopes

Le pourcentage de surface recouverte par les Scléractiniaires dans les divers biotopes est représenté graphiquement par la figure n° 65. On constate qu'il existe une bonne corrélation entre nombre d'espèces et pourcentage de surface couverte : les constructions de type "super-colonies" et les formations mono ou paucispécifiques, mentionnées précédemment dans l'étude analytique, apparaissent donc, essentiellement, comme des aspects locaux, ne modifiant pas l'équilibre de la composition spécifique des peuplements.

Ces considérations valent surtout pour un édifice corallien tel que le Grand Récif. Dans certains cas particuliers, correspondant à des platiers de mode relativement protégé (récif Sud Ifaty, périphérie des récifs internes), apparaissent des formations paucispécifiques (champ de Scléractiniaires branchus) qui constituent la totalité du peuplement de certains biotopes et qui peuvent, à la limite, n'être constitués que deux espèces (*Acropora pharaonis* et *A. arbuscula*).

Par ailleurs, dans certains biotopes réunissant des conditions peu favorables à la vie des Scléractiniaires, ceux-ci ne construisent que des colonies de petite taille ; en conséquence, la surface recouverte est plus faible que le nombre d'espèces présentes ne permettrait de le prévoir *a priori*. Un tel phénomène s'observe, par exemple, sur le glacis récifal (influence du facteur exondation) ou dans l'accumulation sableuse (influence du facteur sédimentation).

Enfin, dans les variations d'abondance-dominance des Scléractiniaires, intervient une compétition avec d'autres organismes. Au niveau des constructeurs primaires, il y a essentiellement compétition avec les Corallinacées encroûtantes, mais celle-ci s'exerce sur le haut des pentes non exondables et dans l'extrême horizon inférieur de la zone intertidale, en mode battu.

Ceci ne peut être observé en fait, qu'au niveau du front récifal (plateforme supérieure des éperons, horizon supérieur de la zone éperons-sillons). A Tuléar, cette compétition ne paraît pas très sévère, et les Corallinacées encroûtantes n'occupent en moyenne guère plus de 50 % de la surface disponible, valeur très faible, et sur laquelle il nous faudra revenir, lorsqu'on la comparera à celle constatée sur d'autres récifs de mode battu (récifs à "algal ridge").

Au niveau des constructeurs secondaires une compétition, d'ailleurs d'importance assez relative, s'exerce en mode calme (platier interne) entre Scléractiniaires et Corallinacées, *Neogoniolithon* cf. *Fosliei* notamment. En cas de déséquilibre des facteurs du milieu (prépondérance du facteur hydrodynamique, en particulier), les Scléractiniaires sont éliminés soit par les Hydrocoralliaires, soit par les Alcyonaires.

C - Action des principaux facteurs écologiques

Nous venons de mentionner brièvement dans les pages qui précèdent, comment divers facteurs pouvaient intervenir sur la composition des peuplements coralliens.

Il paraît nécessaire d'apporter des indications complémentaires quant aux exigences des Scléractiniaires, vis-à-vis de certains de ces facteurs.

1) - Lumière

L'action de la lumière sera surtout marquée sur les peuplements de pente externe, lesquels d'ailleurs, sont, de façon générale, les moins bien connus. Il faut cependant convenir que les pentes de Tuléar, trop limitées dans leur extension bathymétrique (18 m. au plus pour les lagons, 50 m. pour la pente externe), ne constituent pas, pour cette étude, un modèle idéal.

Le tableau n°XVII donne pour les neuf principales familles, le nombre d'espèces présentes dans chacun des horizons de la pente externe.

On peut ainsi distinguer trois groupes.

a) Familles présentant une décroissance du nombre d'espèces en fonction de la profondeur : Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae, Fungiidae. Ce phénomène de décroissance du nombre d'espèces est, bien entendu, observable à l'intérieur des principaux genres de chacune des familles. Celles-ci sont composées d'une majorité d'espèces photophiles strictes.

b) Familles qui sont largement réparties sur les pentes mais présentent un maximum d'espèces à des profondeurs moyennes (horizon inférieur de la zone éperons-sillons, horizon supérieur de la dalle corallienne). Ces familles renferment une majorité d'espèces photophiles strictes ou tolérantes, mais dont le développement est limité, dans les niveaux supérieurs par le facteur agitation (Faviidae, Fungiidae, Siderastreidae).

c) Familles présentant un accroissement du nombre d'espèces avec la profondeur : Pectiniidae, Agariciidae, et dans une moindre mesure, Mussidae. Nous qualifierons d'hémisciaphiles les espèces existant préférentiellement dans les horizons les plus profonds de la pente externe (dalle corallienne). Il nous paraît, en effet, hasardeux, et tout au moins prématuré de suivre la terminologie employée par LABOREL (1967) pour caractériser les exigences des Scléractiniaires vis-à-vis du facteur lumière. Cet auteur, en effet, adopte les dénominations suivantes : photophiles stricts, photophiles tolérants, euryphotiques, sciaphiles stricts, sciaphiles tolérants et ahermatypiques.

TABLEAU XVII

Répartition des principales familles sur la pente
externe

	DALLE			ZONE EPERONS - SILLONS		
	Inf.	Moy.	Sup.	Inf.	Moy.	Sup.
Pocilloporidae	1	3	5	5	5	5
Acroporidae	0	1	1	1	8	9
Agariciidae	5	6	6	4	4	3
Siderastreidae	1	1	2	2	1	0
Fungiidae	0	1	4	3	2	0
Poritidae	0	3	3	4	5	4
Faviidae	1	7	14	16	11	6
Mussidae	4	5	5	5	3	2
Pectiniidae	3	3	4	0	0	0
	15	30	44	40	41	29

Pour notre part, nous considérons que les formes ahermatypiques sont les seuls Scléractiniaires à affinités sciaphiles, parmi lesquels on peut reconnaître d'ailleurs des espèces sciaphiles strictes (*Balanophyllia* des grottes) et des espèces sciaphiles tolérantes (*Tubastrea aurea*, par exemple).

De même une catégorie d'espèces "euryphotiques" peut difficilement être mise en évidence à Tuléar.

En ce qui concerne la réponse des Scléractiniaires hermatypiques vis-à-vis du facteur lumière, nous admettons donc l'existence des catégories suivantes :

-- Espèces photophiles strictes (beaucoup d'*Acropora* et la plupart des *Fungia*) qui sont surtout bien représentées sur les platiers et les horizons supérieurs des pentes.

-- Espèces photophiles tolérantes (existant aussi bien sur les platiers que sur les pentes, sauf dans les horizons les plus profonds de la pente externe) : dans cette catégorie, entrent la plupart des Pocilloporidae, des Faviidae et des Mussidae.

-- Espèces hémisciaphiles, normalement restreintes à la dalle corallienne, ou même seulement aux horizons moyen et inférieur de celle-ci : *Echinophyllia*, *Pectinia*, la plupart des espèces du genre *Leptoseris*, *Turbinaria*. Les colonies de Scléractiniaires hémisciaphiles ont tendance à prendre des formes très étalées horizontalement : formes lamellaires (*Oxypora*, *Echinophyllia*), formes en coupes très évasées (*Leptoseris* spp, *Turbinaria peltata*).

2) - Mode

La zone récifale soumise au mode le plus battu correspond à la rupture de pente entre platier externe et pente externe, laquelle présente d'ailleurs une morphologie très compliquée (périphérie de la plateforme supérieure des éperons). A partir de cette zone, on observe deux principaux gradients d'agitation décroissante : un gradient vertical, le long des pentes, un gradient horizontal, de l'extérieur vers l'intérieur des récifs suivant une direction perpendiculaire au front récifal. Il existe également, dans un plan horizontal, un gradient secondaire d'agitation décroissante (en théorie normal au précédent), et qui traduit un changement de mode du fait de la modification de l'orientation du front récifal par rapport à la houle incidente (cas des extrémités Nord et Sud du Récif, et des criques externes).

Or, statistiquement, à des conditions déterminées de mode, correspondent des formes de croissance bien définies. Ces formes sont les suivantes :

- mode extrêmement battu (front récifal) : colonies encroûtantes épaisses;
- mode battu : colonies digitées (digitations courtes et épaisses);
- mode relativement protégé : colonies branchues de grande taille;
- mode calme : prédominance des colonies massives hémisphériques.

On observe donc, du fait de l'existence du double gradient vertical et horizontal d'agitation décroissante, *une correspondance physiologique entre les peuplements de pente et les peuplements de platier :*

- Les *Pocillopora* de l'horizon supérieur de la zone éperons- sillons (mode battu) se retrouvent (avec *Acropora humilis*) sur la plateforme supérieure des éperons.

- Les formes branchues du haut de la pente interne (mode relativement protégé) existent, dans les mêmes conditions de mode, sur la périphérie des platiers des récifs internes, sur le rebord des criques, et en position médiane, sur le platier Sud Ifaty. (Sur le Grand Récif, le champ de Scléractiniaires branchus est remplacé par la levée détritique).

- Aux formes essentiellement massives de bas de pente interne, ou de l'horizon inférieur de la zone éperons-sillons (mode calme) correspondent enfin, les colonies surtout massives du platier interne.

On doit remarquer que (pour les formes massives ou hémisphériques tout au moins) les espèces peuvent ne pas être les mêmes dans les divers biotopes.

L'adaptation des formes des colonies aux conditions de mode explique également pourquoi les constructeurs primaires originaux (les premiers stades d'implantation récifale démarrant toujours à une certaine profondeur) sont toujours des espèces de formes massives, lesquelles sont relayées ultérieurement (en mode plus battu) par des espèces de formes branchues ou même digitées.

3) - Autres facteurs (exondation, sédimentation)

L'aspect parfaitement horizontal du platier corallien construit par les Scléractiniaires est un des caractères les plus frappants des édifices récifaux. Il traduit le fait que la très grande majorité des espèces admet la même limite vis-à-vis du facteur exondation et qu'il n'existe pas, dans la zone intertidale, de véritable relai entre les divers Scléractiniaires.

Nous n'aborderons pas ici la question des formations construites par les Corallinacées et divers Invertébrés, pouvant prendre la suite des coraux lorsque la croissance de ces derniers est inhibée par l'émersion.

S'il existe un petit nombre d'espèces un peu plus tolérantes que les autres au facteur émergence (*Acropora arbuscula*, *A. pharaonis*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Favites abdita*, *F. virens*, *Stylophora pistillata*, *Pocillopora danae*, *Acropora palifera*, *Platygyra lamellina*, *Turbinaria cf stephensoni*), ce facteur n'intervient que de façon accessoire dans les causes de différenciation des peuplements.

L'action des sédiments sur les peuplements récifaux est liée à l'aptitude des Scléractiniaires à se débarrasser des particules sédimentaires se déposant sur leurs tissus. Quatre mécanismes de rejet de ces particules peuvent intervenir (HUBBARD & POCOCK, 1972)

1/ Elimination par gravité impliquant une distension des tissus par ingestion d'eau par le stomodeum ; ce phénomène permet aux coraux de se débarrasser des particules les plus grossières.

2/ Action des tentacules.

3/ Mouvements ciliaires (éliminant principalement les particules les plus fines).

4/ Sécrétion continue de mucus.

Ces quatre mécanismes sont développés à des degrés divers chez les différentes espèces et ils peuvent intervenir soit seuls, soit en combinant leurs actions.

Il en résulte, chez les Scléractiniaires, une très grande variété dans la résistance aux dépôts sédimentaires, quelle que soit la composition granulométrique de ceux-ci, et, en conséquence, on peut en trouver sur tous les types de substrats meubles. En règle générale, les espèces à grands calices (et à grand nombre de septes) ont une plus grande capacité de distension de leurs tissus (*Diastrea distorta*, par exemple) et ils pourront se débarrasser plus facilement des éléments grossiers que les espèces à petits calices et à nombre réduit de septes (Acroporidae). Bien qu'ils aient des calices de petite taille, les *Porites* éliminent très efficacement les particules sédimentaires par action tentaculaire.

Ceci explique l'abondance et la forte dominance de *Porites somaliensis* par exemple, dans des milieux déjà très ensablés tels que la zone des microatolls.

II - ASPECTS BIONOMIQUES

La comparaison des peuplements des divers biotopes récifaux entre eux (et, lorsque cela est possible, avec les peuplements de substrats solides non récifaux, occupant la même position dans l'étagement) permet de définir, pour certains de ces biotopes, un stock d'espèces caractéristiques exclusives ou préférentielles.

En fait, on doit considérer avec la plus grande prudence, le terme "caractéristique exclusive", appliqué aux organismes autres que les Scléractiniaires. Les informations que nous avons pu recueillir dans l'ensemble de l'Océan Indien occidental (régions tropicales) tendraient à prouver que la plupart des végétaux et des Invertébrés vivant dans les formations coralliennes existent également en dehors des édifices récifaux. (C'est le cas des Algues, des Phanérogames marines, des Hydraires, des Gorgonaires).

Il est cependant, difficile d'apporter une réponse définitive à cette question du fait de la rareté des biotopes de substrats solides non occupés par les Scléractiniaires et du caractère fragmentaire des observations les concernant. Il nous a paru utile, toutefois, sur la base des résultats obtenus dans les récifs de Tuléar, de conserver la distinction entre espèces "caractéristiques exclusives" et "caractéristiques préférentielles", étant entendu qu'il s'agit, avant tout, de comparaison entre biotopes récifaux.

Par ailleurs, les espèces sous influence de facteurs édaphiques ou donnant localement lieu à des faciès seront dénommées "caractéristiques locales strictes" ou "caractéristiques locales tolérantes", suivant leur degré de liaison avec le biotope considéré.

A - La dalle corallienne

1) Espèces caractéristiques exclusives

+ Scléractiniaires : *Pectinia lactuca*, *Cynarina lacrymalis*, *Blastomussa merleti*, *Blastomussa* sp., *Dendrophyllia* n. sp.

+ Algues : *Spathoglossum asperum*, *Botryocladia* sp 2, *Sporolithon sibogae*, *Udotea javensis*, *Pseudocodium Devriesii*.

+ Spongiaires : *Spirastrella inconstans*, *Bubaris conulosus*, *Echinodictyum jousseau mei*, *E. conulosum*, *Plumohalichondria gardineri*, *Clathria foliascens*, *Raphidophylus cervicornis*, *Haliclona* cf *madrepora*, *Petrosia* sp.

+ Hydraires : *Lytocarpus singularis*.

+ Alcyonaires : *Telesto* sp. 2, *Morchellana pumilio*, *M. varicolor*, *Siphonogorgia hicksoni*, *Stereacanthia indica*, *Umbellulifera striata*.

+ Gorgonaires : *Muricella rubra*, *M. perramosa*, *M. arborea*, *M. complanata*, *Ellisella ramosa*, *Bebryce acanthoides*, *B. densa*.

+ Antipathaires : *Antipathes reticulata*, *A. abies*, *A. dichotoma*, *Aphanipathes pennacea*.

2) Espèces caractéristiques préférentielles

+ Scléractiniaires : *Echinophyllia aspera*, *Oxypora lacera*, *Horastrea indica*, *Gyrosmilia interrupta*, ? *Parascolymia vitiensis*, *Tubastrea micrantha* (ce dernier surtout développé dans les zones de transit des masses d'eau).

+ Algues : *Caulerpa brachypus*, *Halimeda micronesica*, *Trichogloea Requienni*, *Galaxaura* cf. *oblungata*, *G. tenella*, *Botryocladia* cf. *madagascariensis*.

+ Spongiaires : *Spirastrella* sp. *Petrosia testudinaria*, *Ecionemia bacillifera*, *Axinella carteri*, *Hemiasterella complicata*, *Tedanione wilsoni*.

+ Hydraires : *Lytocarpus phoeniceus*, *Thecocarpus flexuosus*, *T. brevirostris*, *Halicornaria hians*, *H. ferlusi*, *H. gracilicaulis*.

+ Alcyonaires : *Sarcophyton elegans*, *S. regulare*, *Sinularia crassa*, *Spongodes kollikeri*, *S. novaezeelandiae*, *S. robusta*.

+ Antipathaires : *Antipathes myriophylla*.

(Un certain nombre d'espèces d'Ophiures appartenant aux genres *Ophiactis* et *Ophiothrix* paraissent inféodées à divers Spongiaires de la dalle corallienne et pourraient être considérées comme des caractéristiques préférentielles).

B - L'édifice récifal

1) La zone éperons-sillons

Nous avons indiqué dans l'étude de l'action des facteurs écologiques qu'il existait un double gradient d'intensité décroissante du mode, depuis le front récifal : gradient horizontal (sur le platier) gradient vertical (sur la pente externe).

Ce double gradient entraîne, à niveau d'agitation égal, une correspondance déjà signalée, entre peuplement de la zone éperons-sillons, et peuplement du platier ou des pentes internes : les niveaux supérieurs renferment (comme le platier externe), des espèces (plus ou moins encroûtantes, ou digitées) liées à un mode battu.

Les niveaux inférieurs, en mode calme, présentent un peuplement assez analogue à celui des pentes internes. Ces niveaux inférieurs de la zone éperons-sillons demeurent en profondeur trop faible pour que le facteur lumière puisse avoir une action sur les peuplements.

Ces raisons expliquent la rareté des espèces caractérisant la zone éperons-sillons. On ne peut guère citer, en effet, que des Alcyonaires (*Lithophytum arboreum*, *Sinularia macropodia*, *Nephthea striata*).

2) Les ruptures de pente de mode battu

Les ruptures de pente de mode battu sont caractérisées par un petit nombre d'espèces de Cnidaire :

- Caractéristiques locales strictes : *Acropora danai*, *A. decipiens*, *A. rotumana*, *A. cf. penguinis*.

- Caractéristiques locales tolérantes : *Pavona clavus*, *Pocillopora brevicornis setchelli*, *Millepora platyphylla*.

3) Le platier externe

- Caractéristiques locales strictes : *Acropora humilis*, *Chlorodesmis cf. Hildebrandtii*, *Jania cf. rubens*, *Eucheuma edule*, *E. cf. speciosum*, *Lobophytum patulum*, *Sinularia marenzelleri*.

- Caractéristiques locales tolérantes : *Turbinaria decurrens*, *Lithophyllum sp.*, *Porolithon onkodes*, *Lobophytum depressum*, *L. meandriforme*, *Palythoa liscia*, *P. capensis*.

Ce stock renferme des espèces qui, au même titre que celles caractérisant le front récifal, tolèrent ou exigent des modes battus ou très battus.

4) Formations construites du platier interne

Ainsi que nous l'avons déjà signalé, il n'existe pas de Scléractiniaires caractérisant (de façon exclusive) les peuplements des formations construites du platier interne.

Cette remarque vaut pour la plupart des autres Invertébrés que l'on peut retrouver, soit dans les zones ombragées (dessous des blocs de la levée, surplombs des pentes) comme les Spongiaires, soit sur les récifs internes et bancs coralliens (Alcyonaires), soit même sur l'accumulation sableuse (Echinodermes).

On peut cependant dégager un petit stock d'espèces :

- Caractéristiques locales strictes : *Turbinaria condensata*, *Sargassum cf heterophyllum*, *Neogoniolithon cf. Fosliei*, *Lithophyllum molluccense*, *Lithothamnium erubescens*.

- Caractéristiques locales tolérantes : *Psammocora contigua*, *Acropora palifera*, *Stylocoeniella guentheri*, *Millepora exaesa*, *Palythoa multisulcata*, *Zoanthus sansibaricus*.

5) Hauts de pentes et platiers en mode relativement protégé

Deux espèces caractérisent les hauts de pente et les platiers en mode relativement protégé : *Acropora pharaonis* et *A. arbuscula* lesquelles forment parfois de véritables ceintures (rebord des pentes) ou des peuplements purs (périphérie du platier des récifs internes, platier médian des récifs Sud Ifaty).

6) Pentes de lagon

Les pentes de lagon (qui se trouvent placées dans des conditions de mode calme) renferment un certain nombre d'espèces caractéristiques tolérantes :

+ Scléractiniaires. Ceux-ci peuvent se classer en deux groupes :

- Espèces à colonies de forme variable, largement réparties sur les pentes : *Acropora echinata*, *Montipora foliosa*, *Merulina ampliata*, *Galaxea clavus*, *Halomitra philippinensis*, *Fungia danai*, *Favites* n. sp.

- Espèces à colonies de grande taille, massives ou d'aspect général massif : *Lobophyllia hemprichii*, *Plerogyra sinuosa*, *Physogyra lichtensteini*, *Diploastrea heliopora*, *Symphyllia recta*, *Oulophyllia crispa*, *Oulophyllia* sp.

+ Spongiaires : *Ircina ramosa*, *Phyllospongia dendyi*, *P. madagascariensis*.

+ Hydrocoralliaires : *Millepora intricata*, *M. tenera*.

+ Alcyonaires : *Coelogorgia palmosa*, *Spongodes hemprichi*.

+ Mollusques : *Pycnodonta hyotis*.

+ Echinodermes : *Phyllacanthus imperialis*, *Choriaster granulatus*, *Lamprometra klunzingeri*, *Tropiometra carinata*.

Quelques espèces existent dans la plupart des biotopes récifaux, ou elles sont, en général, assez bien représentées.

Ce sont les espèces à "large répartition" qui comprennent : l'Algue *Amansia glomerata*, l'Hydraire *Aglaophenia cupressina*, l'Alcyonaire *Tubipora musica*, les Scléractiniaires *Stylophora pistillata*, *Porites somaliensis*, *Favia pallida*, *Favites virens*, *Goniastrea pectinata*, *G. retiformis*, *Platygyra daedala*, *Hydnophora microconos*, *Echinopora gemmacea*, *Galaxea fascicularis*.

Enfin, de nombreuses espèces entrent, au moins provisoirement, dans la catégorie -de loin la plus importante- des espèces "sans signification écologique précisée". Il s'agit de celles pour lesquelles les données que nous possédons sont insuffisantes pour permettre de les considérer comme inféodées à un biotope donné, ou pour définir

leur signification écologique. Dans l'état actuel de nos connaissances, elles se répartissent en général de façon plus ou moins régulière dans un nombre variable de biotopes.

Les résultats exposés ci-dessus, montrent qu'il existe dans les peuplements des récifs de Tuléar, une coupure profonde qui sépare le peuplement de la dalle corallienne d'une part, et le peuplement du reste des formations récifales.

Nous admettrons donc, sur les substrats solides à dominance d'Anthozoaires, l'existence de deux biocoenoses distinctes, à prépondérance de facteurs climatiques :

- Une biocoenose récifale, à dominance de Scléractiniaires et de Corallinacées non articulées.

Elle montre, d'une zone du récif à l'autre, des différences importantes que l'on peut interpréter comme étant une juxtaposition de faciès provoqués localement par l'intervention modérée de facteurs édaphiques divers.

La multiplicité des aspects sous lesquels apparaît le peuplement photophile de la biocoenose récifale, n'est pas sans rappeler un phénomène du même ordre, observé à propos de la biocoenose des Algues Photophiles de la roche infralittorale méditerranéenne.

- Une biocoenose subrécifale (ou corallienne) à dominance d'Algues molles, de Spongiaires, de Gorgonaires, de Scléractiniaires et d'Antipathaires. Cette biocoenose subrécifale de la dalle corallienne présente un peuplement plus homogène, et la zonation qu'on y observe est une conséquence de l'action d'un facteur climatique (lumière).

EVOLUTION DES PEUPLEMENTS RECIFAUX

Les Scléractiniaires et les autres organismes secréteurs de calcaire (Algues ou Invertébrés) peuvent donner naissance, en fonction des conditions de milieu, à divers types de formations construites (microcosmes ou écosystèmes). La complexité de celles-ci va en croissant, depuis les massifs coralliens (qui, à la limite, ne sont constitués que d'une seule et unique colonie massive) jusqu'aux édifices les plus importants tels que les récifs barrière, en passant par les pâtés coralliens, les pinacles, les îlots coralliens et récifs de lagon.

Une telle série suggère l'idée d'une évolution structurale continue des peuplements coralliens, depuis les constructions les plus simples jusqu'aux plus élaborées. Ceci ne signifie pas pour autant que chacun des types de formations construites que nous venons d'énumérer doive évoluer vers le stade immédiatement supérieur de complexité, et ainsi de suite jusqu'au stade terminal.

Il semble plutôt, que l'on doive admettre que ces différents types structuraux sont actuellement bloqués à un stade, représentant dans chaque cas, un état d'équilibre avec les facteurs biotiques et abiotiques (climatiques ou édaphiques).

Nous avons déjà indiqué, à propos des formations coralliennes de lagon, comment évoluait la structure bionomique des îlots coralliens et récifs de lagon (évolution des peuplements des récifs de mode calme). Nous examinerons maintenant, les différents aspects de l'évolution des peuplements des récifs de mode battu (évolution progressive, évolution régressive ou dégradation).

I - EVOLUTION PROGRESSIVE

Les modalités d'évolution progressive se dégagent de la comparaison de deux types de zonation des peuplements, correspondant l'un à un stade jeune (récifs de la région Sud Ifaty), l'autre à un stade de maturité (Grand Récif). Il paraît, avant toutes choses, nécessaire de rappeler, dans l'un et l'autre cas, les caractères principaux de cette zonation.

A/ Récif parvenu à l'état de maturité

(exemple du Grand Récif)

1) Pente externe (zone éperons-sillons)

Dans la zone éperons-sillons, le fond des sillons est, en général, dépourvu de sédiment juste sous la zone de déferlement, exception faite, localement, de quelques gros blocs ou d'un pavage de blocs. La partie inférieure des parois des éperons est elle-même dépourvue de toute trace de vie corallienne et les processus de concrétionnement n'ont d'importance réelle que sur le sommet des éperons.

2) Platier récifal

Du large vers le lagon, on observe les zones suivantes :

a - Plateforme supérieure des éperons. Il s'agit de la
partie périphérique du platier externe, correspondant au sommet, affleurant à basse mer, des éperons de la pente externe.

b - Ensellement externe. L'ensellement externe est une dé-
.....
pression peu profonde du platier externe, permettant une rétention d'eau aux basses mers de vives eaux.

c - Glacis récifal. Le glacis est une zone étroite où on observe un actif concrétionnement organogène dû aux Corallinacées encroûtantes.

d - La levée détritique. La levée détritique est une accumulation de blocs organogènes provenant de la partie externe du récif. Elle est constituée soit d'une série de dômes, soit d'un ou plusieurs remparts.

e - Le platier interne à formations construites est une zone d'intense activité concrétionnante (dans laquelle les Scléractiniaires jouent un rôle majeur) qui conduit à la mise en place de formations tabulaires (arasement dû à l'émersion).

f - Dépression médiane. La dépression médiane qui peut remplacer tout ou partie des formations tabulaires du platier interne est une zone de rétention d'eau, à basse mer, par endiguement entre la levée détritique et l'accumulation sableuse.

g - L'accumulation sableuse qui s'étend sur la moitié postérieure du platier interne est le plus important des dépôts sédimentaires. A l'exception, des bancs de sables qui atteignent des niveaux élevés, elle est recouverte et fixée par des herbiers de Phanérogames. Le substratum fondamental sur lequel s'installent ces dépôts est constitué par un "ballast" de taille centimétrique qui est encore apparent en certains endroits.

On remarque que, dans une zonation de ce type, il existe deux zones très actives de croissance et de bioconstruction corallienne : la zone frontale (qui englobe l'horizon supérieur de la structure en éperons-sillons, et la plateforme supérieure des éperons) d'une part, et le platier interne à formations construites d'autre part, (ce dernier correspondant à une implantation secondaire d'organismes constructeurs sur le substratum récifal originel).

Il y a, en définitive, une certaine équivalence sur le platier récifal, entre les surfaces occupées par les organismes constructeurs, et les surfaces occupées par les dépôts sédimentaires d'origine biodétritique. Des observations portant sur une période de douze ans ne montrent pas de modifications sensibles de l'importance de ces derniers. Il semble donc, y avoir, au sein de l'édifice récifal, un état d'équilibre des processus sédimentaires (production d'éléments détritiques, dépôts sur le platier, transfert à l'extérieur du récif) par rapport aux facteurs hydrodynamiques. Cet état d'équilibre est tel que la quantité de sédiments biodétritiques produite correspond à la quantité transportée hors du récif, l'importance des dépôts ne variant pas sensiblement.

Nous considérons qu'un édifice corallien montrant un tel type de structure morphologique et écologique, édifice dans lequel les organismes bioconstructeurs et les dépôts de sédiments ont une importance équivalente, représente un état d'équilibre stable caractérisant les récifs parvenus à un stade de maturité dans la séquence évolutive des peuplements.

B/ Structure bionomique d'un récif de mode battu à l'état "juvénile" (Récif Sud Ifaty)

Les récifs de la région Sud Ifaty présentent une structure morphologique et bionomique qui présente deux caractéristiques majeures :

- L'absence de tout dépôt permanent de sédiment (y compris la levée détritique et l'accumulation sableuse) ; en conséquence, la dépression médiane ou ses biotopes de substitution (formations tabulaires du platier interne) n'est pas individualisée ;
- L'existence d'un peuplement de Scléractiniaires recouvrant la totalité du platier (zonation continue) et se présentant sous trois aspects seulement.

En effet, du large vers le lagon, on observe la zonation suivante :

1) Zone éperons-sillons

Cette zone éperons-sillons présente une structure très irrégulière, traduisant l'intensité de la construction corallienne : les éperons sont encore mal individualisés et apparaissent sous la forme de séries d'ilôts coralliens en avant de l'édifice récifal proprement dit, séries séparées par de larges sillons.

Les parois de ces éperons, subverticales et très souvent surplombantes, se développent sur des hauteurs importantes (plus de 5 m., en général). Les Scléractiniaires sont très abondants sur toute la hauteur des parois, et ils s'installent même parfois sur le plancher des sillons, ce qui n'a pu être observé que dans ce secteur.

2) Le platier frontal

Le platier frontal correspond à la plateforme supérieure des éperons, et ne montre que peu de différence avec celle du Grand Récif.

3) Le champ de Scléractiniaires branchus

Le champ de Scléractiniaires branchus composé essentiellement de deux espèces d'*Acropora* (*A. pharaonis*, *A. arbuscula*) recouvrant le substrat à près de 100 % donne au récif Sud Ifaty sa physionomie caractéristique. Il s'agit d'un peuplement très uniforme, interrompu seulement localement par des petits dômes de matériel détritique, généralement reliés à l'extrémité d'un sillon par un couloir d'alimentation. Sur sa bordure externe, le champ de Scléractiniaires branchus est interrompu par des bandes d'*Acropora* morts et érodés, créant des sillons d'environ 1 m. de large et de quelques mètres de long, perpendiculaires au front de récif.

Entre ces sillons subsistent des banquettes résiduelles en relief (Fig. n° 68) d'*Acropora* vivants.

4) Le platier à petites colonies isolées

Le peuplement du platier à petites colonies isolées est principalement composé de Scléractiniaires à petites colonies (massives,

digitées, encroûtantes ou cespiteuses) couvrant moins de 50 % du substrat. Ces colonies demeurent isolées les unes des autres, et toute cimentation ou coalescence est impossible. En conséquence, on n'observe pas d'installation de platier de type tabulaire.

Un autre élément important de cette zone est représenté par de petites trainées sédimentaires, constituées à l'origine par des fragments brisés d'*Acropora*, ultérieurement encroûtés par des Corallinacées et qui, parfois, prennent l'aspect de véritables nodules ou rhodolithes. Ces trainées sédimentaires représentent le transfert, vers l'arrière du platier, du matériel détritique très grossier issu du champ d'*Acropora* branchus. Ces éléments détritiques grossiers s'accumulent sur la partie la plus interne du platier (éventuellement sur la pente du lagon) où ils constituent le "ballast" sur lequel s'installent primitivement les herbiers de Phanérogames.

5) Les herbiers de Phanérogames

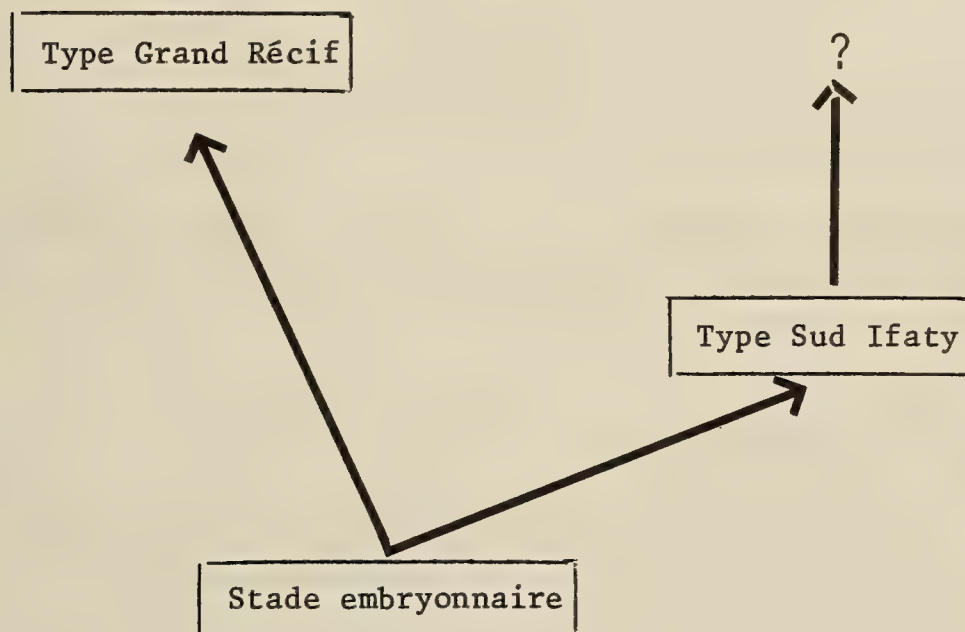
Les herbiers sont très mal représentés dans les récifs Sud Ifaty et la couverture phanérogamique est clairsemée et discontinue. Les herbiers sont, de toute évidence, en voie d'installation sur des sédiments peu épais, déposés récemment et mal stabilisés.

D'un point de vue écologique, un tel récif, montrant une zonation continue de Scléactiniaires, des peuplements peu différenciés et une absence quasi totale de dépôts de sédiments à sa surface, est à considérer comme peu évolué (stade immature).

On peut avancer l'hypothèse suivant laquelle les récifs Sud Ifaty représentent un type d'édification corallienne qui n'est parvenue que récemment à un niveau voisin de celui des basses mers de vives eaux (platier en voie de structuration).

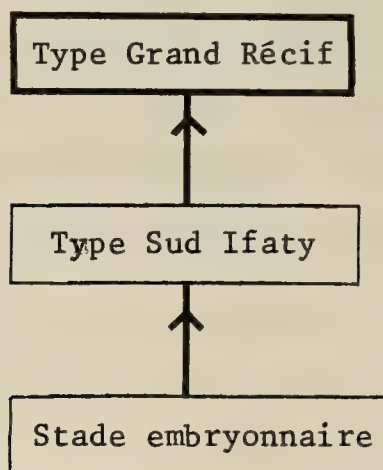
C/ Corrélation entre les biotopes des deux récifs et possibilité d'évolution

On pourrait admettre *a priori* que le stade peu élaboré qui vient d'être décrit, correspond lui aussi à un état d'équilibre stable, sans possibilité d'évolution ultérieure. Ce stade peu élaboré pourrait également être considéré comme l'un des premiers stades d'une série évolutive qui à partir d'un même stade embryonnaire conduirait à une structure inconnue mais différente du type "Grand Récif".



Ces hypothèses ne peuvent être soutenues, car il existe un certain nombre de faits prouvant que la structure morphologique et biologique du Grand Récif dérive directement d'une structure moins évoluée, du type Sud Ifaty. Ces deux modèles d'organisation sont donc deux stades d'une seule et unique série évolutive.

Ainsi que nous l'avons montré précédemment, le stade "Grand Récif" correspond à un état d'équilibre stable qui représente le terme de l'évolution progressive (stade le plus élaboré).



Les principaux arguments que l'on peut avancer à l'appui de cette thèse sont les correspondances suivantes observées entre les biotopes :

- Eperons et sillons

La largeur et la profondeur des sillons de la zone Sud Ifaty sont graduellement réduites du fait de l'activité ininterrompue des organismes constructeurs. Ceci conduit à une canalisation de plus en plus étroite des masses d'eau en déplacement (courants de retour en particulier), qui, elle-même provoque une régularisation de la topographie et limite le développement des coraux (sur le fond des sillons notamment).

- Platier externe

Nous avons signalé précédemment que la bordure antérieure du champ de Scléactiniaires branchus était partiellement nécrosée, et que les zones vivantes se présentaient sous la forme de banquettes résiduelles allongées perpendiculairement au front récifal. Des traces de ces banquettes peuvent être observées sur le platier externe,

tout le long du Grand Récif. Les *Acropora* sont morts et leur sommet arrasé et encroûté par des Corallinacées.

Il existe même sur le Grand Récif, dans la région d'Ampasy-foty, un "ilôt" d'*Acropora* branchus vivants dans l'ensellement externe.

Les banquettes résiduelles d'*Acropora* se trouvent à la fois sur le glacis et dans l'ensellement externe. Ceci prouve clairement que ces deux biotopes (glacis récifal et ensellement) dérivent du champ de Scléractiniaires branchus.

- Levée détritique

Nous avons déjà indiqué que des petits dômes de matériel sédimentaire très grossier sont enclavés au milieu du champ de Scléractiniaires branchus.

Un apport constant d'éléments biodétritiques provoque la croissance, dans toutes les dimensions, de ces dômes embryonnaires dont la juxtaposition est à l'origine de la levée détritique. (Lorsqu'ils sont très développés, ces dômes s'étirent vers l'arrière jusqu'à la limite interne du champ de Madréporaires branchus). Il apparaît, de plus, que les levées "en dômes" représentent un stade moins évolué que les levées en remparts, lesquelles ne se rencontrent que dans les récifs soumis, en permanence ou temporairement, à des conditions hydrodynamiques particulièrement sévères (mise en place accidentelle par les cyclones, action des houles réfractées).

A bien des égards, les levées en remparts apparaissent comme un des premiers stades d'évolution régressive (dégradation) des édifices récifaux.

- Accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames

Les récifs Sud Ifaty montrent comment le "ballast" produit par la destruction du champ de Scléractiniaires branchus est transféré sur la partie interne du platier, où il s'accumule. Ce ballast est ensuite recouvert par des sédiments de granulométrie variée, et en grande partie d'origine biodétritique.

Les récifs Sud Ifaty montrent également (p. 261) quelles sont les modalités d'installation des Phanérogames sur ces dépôts sédimentaires.

La simple continuation de ces phénomènes, au cours de l'évolution récifale, est de nature à expliquer l'importance des surfaces couvertes par l'accumulation sableuse et les herbiers de Phanérogames dans les formations coralliennes plus évoluées.

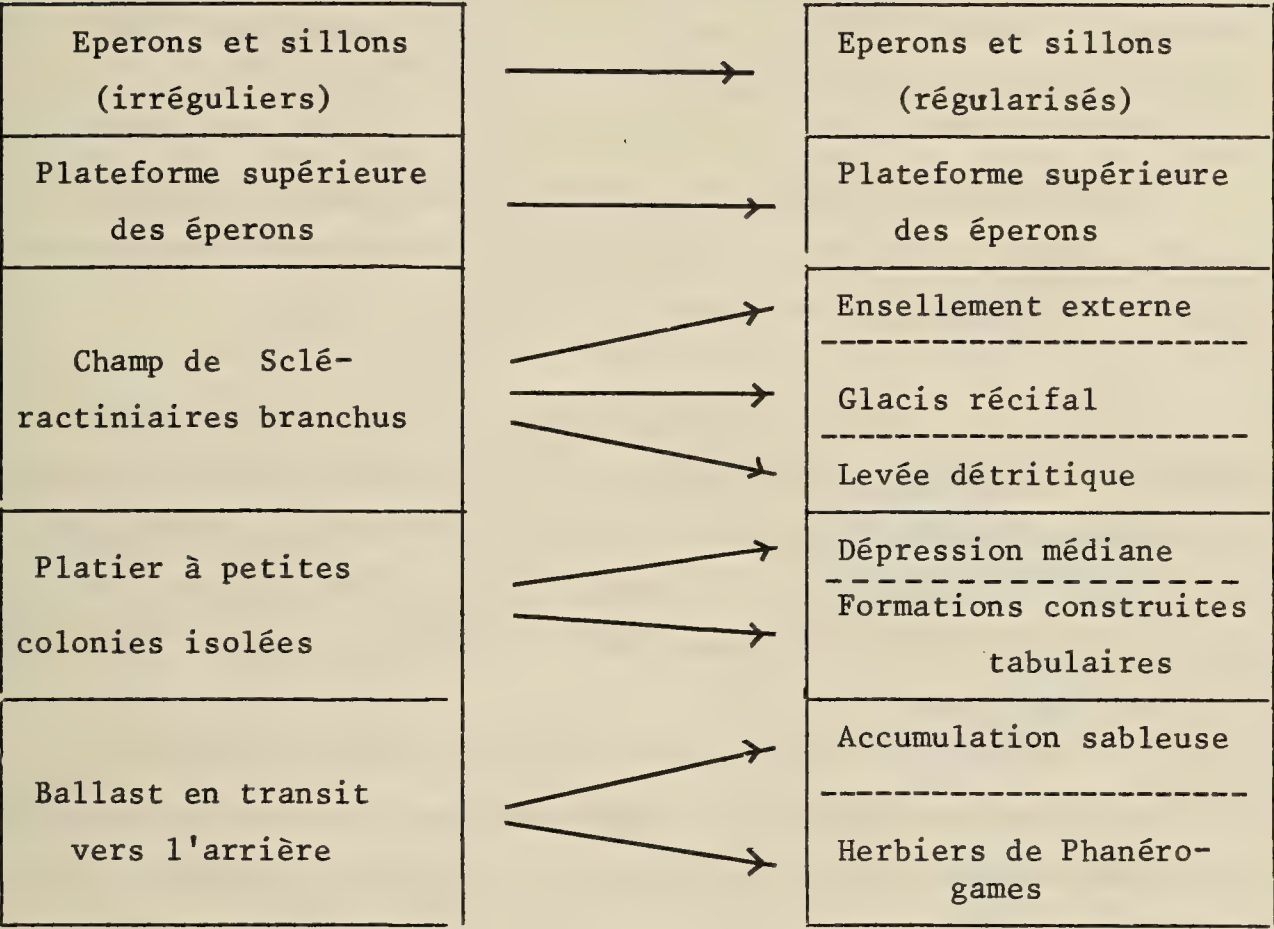
- Dépression médiane et formations construites du platier interne

Dès que s'individualisent une levée détritique d'une part, et une accumulation sableuse, d'autre part, une nappe d'eau résiduelle demeure endiguée, à basse mer, entre ces deux éléments qui constituent des lignes de relief. Cette nappe résiduelle crée des conditions très favorables à une croissance active des Scléractiniaires du platier à petites colonies isolées. Cette prolifération donne naissance soit aux formations construites de la dépression médiane, soit au platier construit de type tabulaire.

La dépression médiane se substitue aux zones où les colonies sont, au départ, très isolées, et où la nappe d'eau résiduelle est relativement profonde (jusqu'à 1,3 m).

Les formations construites de type tabulaire se développent dans les zones où les Scléractiniaires primitivement proches les uns des autres, peuvent devenir coalescents, et où la faible épaisseur de la nappe d'eau résiduelle provoque un arasement de leur surface supérieure.

La succession des biotopes, au cours de l'évolution des structures récifales de mode battu se présente, en définitive de la façon suivante :



Les principales tendances observées au cours de la série évolutive peuvent être résumées ainsi :

- modifications mineures sur la pente externe et le front récifal,
- diversification des peuplements sur le platier récifal,
- développement des dépôts sédimentaires et diminution corrélative des peuplements de Scléractiniaires conduisant, dans les récifs parvenus à maturité, à un équilibre stable entre substrats solides bio-construits et substrats meubles.

II - DEGRADATION DES PEUPLEMENTS RECIFAUX (EVOLUTION REGRESSIVE)

La stabilité du stade de maturité, dans laquelle il y a équilibre non seulement entre bioconstruction et biodestruction mais également entre quantité de sédiments produits et quantité de sédiments transférés hors du récif, traduit l'équilibre général de l'écosystème récifal vis à vis des facteurs du milieu.

L'influence prépondérante de facteurs édaphiques peut provoquer un déplacement de cet état d'équilibre qui correspond à une dégradation des peuplements à dominance de facteurs climatiques.

L'action des facteurs édaphiques peut se modifier au cours du temps soit du fait d'un changement des conditions générales (régime hydrométéorologique, variations du cours et du débit des fleuves), soit sous l'influence de circonstances locales (canalisation des écoulements d'eau à basse mer, installation ou développement d'une flèche sableuse par exemple).

Les principaux facteurs qui interviennent sont les facteurs hydrodynamiques, soit seuls, soit en temps qu'agent de transport et de dépôt de sédiments.

A/ Facteurs hydrodynamiques (sans transfert ou dépôt de sédiment)

1) Transit de masses d'eau

Les extrémités Nord et Sud du Grand Récif offrent un bon exemple de dégradation des peuplements sous l'influence des transits des masses d'eau. Il s'agit, en l'occurrence, d'écoulements plus ou moins laminaires (à basse mer du moins) résultant de la réfraction des houles ou des mouvements d'entrée et sortie de l'eau du lagon en fonction des marées.

Deux modalités peuvent être observées :

- Corne Nord du Grand Récif : les sédiments sont largement étalés sur le platier interne ; le platier à formations construites lui-même très ensablé, ne montre plus que des peuplements de Scléractiniaires en état de vitalité réduite ; l'accumulation sableuse, mal individualisée, ne porte que des formations d'herbiers maigres et très érodés.

- Corne Sud du Grand Récif, Nosy Tafara, Nord du récif de Sarodrano. Dans cette région, les platiers présentent les mêmes caractères généraux qu'au niveau de la corne Nord du Grand Récif.

On y observe de plus :

+ une levée détritique en rempart (mal structurée à Sarodrano) traduisant l'importance des houles réfractées ;

+ des peuplements de *Mytilus auriculatus*, surtout dans les zones où les transits de masse d'eau sont canalisés à basse mer ; l'installation de ces moulières est favorisée par la richesse en plancton des eaux sortant de la baie de Tuléar, à marée descendante.

2) Courants liés aux jaillissements et aux déversoirs

Des courants intenses peuvent localement provoquer le remplacement des peuplements normaux à dominance de Scléractiniaires :

- par des formations à dominance de Millepores (*Millepora tenera*) dans les passes à seuil peu profond mettant en communication vasques ou lagons enclavés avec le lagon principal ;

- par des formations de *Millepora platyphylla* et *Palythoa liscia* autour des trous souffleurs et des fissures de jaillissement (coups de pression) ;

- par des peuplements d'Alcyonaires (*Sinularia whiteleggei*, *S. marenzelleri*, *Lobophyllum patalum*) et des Zoanthaires (*Palythoa capensis*) sur la plateforme supérieure des éperons (uprush et backwash).

Dans tous les cas, les peuplements se substituant aux Scléractiniaires sont des peuplements paucispécifiques (ce qui est, d'ailleurs, la règle générale en cas d'intervention intense d'un facteur édaphique).

3) Houles et vagues (agitation de la mer)

La levée détritique ne peut s'établir et se maintenir sur un platier récifal que lorsqu'existe une alimentation régulière en matériaux détritiques grossiers. Ceci ne peut se produire lorsque les récifs sont à un stade d'évolution peu avancé (stade dans lequel les sillons sont larges et profonds, et où l'énergie des houles n'est pas suffisamment canalisée pour avoir une action destructrice).

Une alimentation régulière de la levée ne peut, non plus, s'effectuer dans les récifs très évolués, lorsque les sillons sont totalement ou presque totalement colmatés par les actions de bioconstruction ou les dépôts de sédiments. En effet, la zone des éperons-sillons n'est plus alors qu'une pente unie, d'inclinaison régulière sur laquelle les actions hydrodynamiques n'ont plus aucun effet destructeur.

Dans la mesure où elle n'est plus alimentée de façon régulière, la levée détritique est détruite par action mécanique ou biologique, et elle disparaît de la surface du platier.

En conséquence, la nappe d'eau résiduelle du platier interne ne peut se maintenir et les formations construites du platier interne sont détruites à leur tour. On aboutit à un récif presque totalement mort, indifférencié, dans lequel coexistent sur toute la largeur du platier des dépôts de sédiments et des restes de formations construites démantelées. Ce stade ultime d'évolution n'existe pas dans la région que nous avons étudiée, mais il est représenté au Nord de celle-ci, ainsi que dans certains édifices récifaux du Nord Ouest de Madagascar. (Il s'agit d'une structure très regressée qui est l'équivalent, mais en mode battu, des bancs coralliens du lagon).

B/ Transferts et dépôts de sédiments

A l'exception des déversoirs de la levée détritique du Grand Récif, seules les formations coralliennes du Nord Fiherenana et de la région de Songeritelo sont directement soumises à l'influence des transferts et dépôts de sédiments.

Ceux-ci sont liés à la proximité du Fiherenana, laquelle a, en fait, deux conséquences :

- Balayage permanent des platiers par des eaux relativement peu salées ;
- Apport de matériaux d'origine terrigène qui, soit se déposent sur le platier, soit sont entraînés jusqu'au niveau de la pente externe ou même au-delà.

Deux cas principaux se présentent suivant qu'il y a seulement transfert de sédiments ou qu'au contraire, les dépôts sont prédominants.

1) Ecoulement d'eaux et transfert de sédiment par les déversoirs

Les platiers de la région de Songeritelo peuvent être considérés comme une série de larges déversoirs, présentant divers types de structure de complexité croissante, et que nous interpréterons comme différents stades de dégradation des biotopes récifaux. (Rappelons que les récifs de cette région sont dépourvus de levée détritique, mais que celle-ci est parfois remplacée par une formation organogène faisant office de seuil surélevé, dans les déversoirs.)

- Stade 1 - (Déversoirs de type primitif)

Le fond du déversoir est tapissé de sédiment grossier, voire même de ballast, sur lequel s'installe *Thalassodendron ciliatum*. Cette dernière tend à gagner sur le platier externe, à partir des déversoirs.

Lorsque les écoulements sont très vifs, on n'observe qu'un dépôt de sédiment grossier sans couverture phanérogamique. Les écoulements sont parfois canalisés, et ils peuvent creuser des sillons d'érosion dans le substrat primitif sous-jacent.

- Stade 2
.....

Lorsque les courants (à basse mer, surtout) transportent des particules sableuses de taille moyenne, *Thalassodendron ciliatum* disparaît et est remplacé par des formations du Sabellariidae *Idanthyrus pennatus*, dont les tubes sableux s'agglomèrent en banquettes de quelques mètres, et parfois en formations continues sur plus de 150 m². Les constructions dues aux *Idanthyrus* peuvent, dans quelques cas extrêmes, être renforcées par l'action des Corallinacées.

- Stade 3-(Déversoirs à seuils bioconstruits)
.....

Le stade le plus évolué de déversoir est celui dans lequel des Corallinacées à thalles lamellaires construisent une formation légèrement mais distinctement surélevée, par rapport au niveau du platier avoisinant (seuil bioconstruit). Cette formation à base de Corallinacées lamellaires, dans laquelle le Zoanthaire *Isaurus spongiosus* est abondant, est à considérer comme un biotope de substitution de la levée détritique (permettant au même titre que cette dernière, l'existence d'une retenue d'eau à basse mer, sur le platier interne). Lorsque les sédiments transportés par les écoulements d'eaux sont abondants, les constructions de Corallinacées lamellaires sont surmontées de bourrelets d'*Idanthyrus*.

La plupart des déversoirs de la levée détritique du Grand Récif, ainsi que des récifs de Nosy Tafara et de Sarodrano, sont à rattacher au stade 1 (présence de *Thalassodendron ciliatum* facultative) ou au stade 2 (*Thalassodendron* et surtout *Idanthyrus*). Les déversoirs situés en arrière des criques externes représentent un type de structure plus complexe, proche du stade 3 ci-dessus (importance de la bioconstruction par les Corallinacées) mais dans lequel l'absence de transfert notable de sédiment ne permet ni à *Isaurus spongiosus*, ni à *Idanthyrus pennatus* de se développer.

2) Prépondérance des dépôts de sédiment

Le dernier stade d'évolution régressive concerne les régions affectées par une hypersédimentation d'origine essentiellement terrigène. Un tel exemple de régression est présenté par les récifs Nord Fiherenana, dans lesquels les dépôts de sédiment sont devenus si importants qu'il inhibent toute vie corallienne, même sur la pente externe. De plus, la plus grande partie du récif interne (et, lorsque l'on se dirige vers le Sud, de la levée détritique) est ensevelie sous la flèche sableuse et le système des dunes bordières du delta du Fiherenana. Dans les zones du platier non recouvertes par les alluvions deltaïques, il ne subsiste plus que deux types de peuplement :

- herbiers de Phanérogames, d'ailleurs très érodés ;
- végétation algale incluant une liste d'espèces qui n'ont pas été retrouvées sur les platiers normaux ou seulement très exceptionnellement : *Caulerpa crassifolia*, *C. Freycinetii*, *Bornetella sphaerica*, *Cladophora prolifera*, *Borgesenia Forbesii*, *Dictyosphaeria cavernosa*, *Corallopsis opuntia*.

Les peuplements de Scléractiniaux ont totalement disparu : le récif est mort, et, là encore, on aboutit à une structure de *bancs coralliens* (dont le peuplement ne serait pas différent de celui de n'importe quelle plateforme rocheuse de même niveau, recouverte par les sédiments).

En conclusion, les divers stades d'organisation (structuration ou régression) des édifices récifaux observés dans la région de Tuléar ne sont que différents aspects d'une évolution continue de la structure morphologique et biologique des formations coralliennes.

Les facteurs biotiques (processus de concrétionnement) prédominent dans les stades jeunes. Il y a équilibre entre facteurs biotiques et édaphiques dans les récifs parvenus à maturité. Enfin, dans les récifs dégradés on observe une prédominance d'un ou d'un petit nombre de facteurs édaphiques.

Au cours de cette évolution, l'importance des Scléractiniaires qui est maximale dans les stades jeunes (existence d'une zonation continue sur le platier) ne cesse de décroître et ils finissent par disparaître complètement. A l'inverse, les dépôts permanents de sédiments qui sont nuls dans les stades peu évolués, deviennent de plus en plus abondants, et peuvent envahir la totalité du platier dans certains stades dégradés.

L'augmentation des dépôts sédimentaires favorise un certain nombre d'organismes, Phanérogames marines (dont le rôle ne cesse de croître pendant la séquence évolutive), en particulier. Les aspects de régression sous influence du facteur hydrodynamique (seul ou lié aux transferts de dépôts de sédiment) sont caractérisés par le développement de divers Cnidaire (certains Millépores, Alcyonaires et Zoanthaires), de Sabellariidae (*Idanthyrus*) et de quelques Métaphytes.

La série évolutive dont nous venons de retracer les principales étapes paraît pouvoir s'inscrire dans une période de durée très faible, à l'échelle des temps holocènes. De toute évidence, les principales étapes de l'évolution progressive sont transférables au niveau des mers actuelles, et nos connaissances sur la vitesse de croissance de certains organismes récifaux permettent de penser qu'une telle évolution peut se réaliser au cours de périodes d'une centaine d'années (il ne s'agit là, bien sûr, que d'un ordre de grandeur). De même, les données sédimentologiques relatives à l'histoire récente du Fiherenana semblent indiquer que l'on peut aboutir à la mort complète d'un édifice récifal (envahi par les dépôts terrigènes) en moins d'un siècle.

LES PEUPLEMENTS DE SCLERACTINIAIRES LIBRES

Il paraît superflu de rappeler que les Scléractiniaires sessiles hermatypiques sont des constructeurs fondamentaux des édifices coralliens. Ces constructeurs primaires sont en général, soit des colonies massives, soit des colonies à croissance rapide. Mais outre ces espèces jouant un rôle fondamental dans l'élaboration des édifices coralliens, un certain nombre d'autres Scléractiniaires peuvent être trouvés en milieu récifal.

En particulier, quelques Scléractiniaires libres existent dans les formations coralliennes, mais ceux-ci ont seulement des relations indirectes avec les organismes ayant un rôle de premier plan dans la dynamique récifale (tels que constructeurs de calcaire ou producteurs de sédiment).

La plupart des Scléractiniaires libres sont des composants des peuplements des substrats meubles dont ils représentent, le plus souvent, un aspect d'épibiose. En tant qu'organismes de substrat meuble, ils ne sont pas obligatoirement limités aux milieux récifaux. On les trouve cependant régulièrement dans les récifs de Tuléar et, de plus, pratiquement toutes les espèces sont représentées dans un seul appareil récifal. Pour cette raison, il nous paraît utile d'indiquer quelques particularités de leur biologie et écologie.

I - COMPOSITION SPECIFIQUE

D'un point de vue taxonomique, des Scléractiniaires libres peuvent exister dans les cinq sous-ordres. La liste des espèces récoltées figure dans le tableau n° XVIII.

TABLEAU N° XVIII

Principaux Scléractiniaires Libres

	Permanent (P) Accidentel (A)	Solitaire (S) Colonial (C)	Taille maxi. moyenne (cm)	Extension bathymétrique
ASTROCOENIINA				
<i>Stylophora pistillata</i>	A	C	12-15	(platier)
<i>Pocillopora danae</i>	A	C	12-15	(platier)
FUNGLINA				
<i>Siderastrea radians</i>	A	C	10	(platier)
<i>Leptoseris papyracea</i>	A	C	8	18 - 45
<i>Diaseris distorta</i>	P	S	5	0 - 36
<i>Cycloseris cyclolites</i>	P	S	7	0 - 3
<i>Fungia fungites</i>	P	S	13-18	0 - 18
<i>Fungia repanda</i>	P	S	10-15	0 - 15
<i>Fungia danai</i>	P	S	40	5 - 12
<i>Fungia horrida</i>	P	S	10-15	0 - 12
? <i>Fungia somervillei</i>	P	S	25	3 - 10
<i>Fungia paumotensis</i>	P	S	20	0 - 8
<i>Fungia scutaria</i>	P	S	15	0 - 18
<i>Herpolitha limax</i>	P	C	50 - 60	0 - 26
<i>Halomitra philippinensis</i>	P	C	50-60	1 - 15
<i>Polyphyllia talpina</i> (*)	P	C	50-60	1 - 4
<i>Porites somaliensis</i>	A	C	8-10	(platier)
<i>Goniopora stokesi</i>	A	C	10-18	0 - 2

* Présent seulement dans le N.W. de Madagascar

TABLEAU N° XVIII (suite)

	Permanent (P) Accidental(A)	Solitaire (S) Colonial (C)	Taille maxi. moyenne (cm)	Extension bathymétrique
FAVIINA				
<i>Cyphastrea microphthalma</i>	A	C	6 - 10	(platier) 12 - 35
<i>Trachyphyllia geoffroyi</i>	(P)	C	10	
CARYOPHYLLIINA				
<i>Heterocyathus aequicostatus</i>	P	S	2	10 - 70
<i>Sphenotrochus n.sp.</i>	P	S	0,5	15 - 35
DENDROPHYLLIINA				
<i>Heteropsammia michelini</i>	P	C	3	8 - 40

12 espèces sur un total de 23 appartiennent à la famille des Fungiidae qui occupe une position spéciale parmi les Scléractiniaires libres, tant par le grand nombre d'individus et de colonies chez quelques espèces, que par la taille importante et l'écologie particulière de certaines d'entre elles.

II - CARACTERES DES ESPECES LIBRES

Dans la liste du tableau n°XVIII. on doit distinguer entre les espèces qui sont libres de façon *permanente et obligatoire*, à l'état adulte (ce sont les véritables espèces libres), et celles qui ne sont libres que secondairement et accidentellement (espèces libres *facultatives*) : *Pocillopora danae* et *Siderastrea radians*, par exemple, sont normalement sessiles.

On remarquera également, que les espèces libres sont soit solitaires (*Diaseris distorta*, *Cycloseris cyclolites*, toutes les espèces de *Fungia*, *Heterocyathus aequicostatus* et *Sphenotrochus n. sp.*), soit coloniales, les espèces libres facultatives étant toujours coloniales.

L'un des phénomènes les plus frappants des Scléractiniaires libres est l'énorme variation que l'on peut observer dans la taille des squelettes : *Sphenotrochus sp.* est la plus petite espèce libre, et la largeur du polypiérite ne dépasse pas 4-5 mm à l'état adulte.

Au contraire, quelques espèces de la famille des Fungiidae atteignent (qu'elles soient coloniales ou solitaires) des tailles importantes. *Fungia danai* peut avoir un diamètre de 40 cm., et des formes coloniales telles que *Herpolitha limax* et *Halomitra philippinensis* sont encore plus grandes.

III - RAPPORTS AVEC LE SEDIMENT

Nous avons déjà indiqué que la plupart des Scléractiniaires libres étaient des composants des peuplements de substrat meuble des milieux récifaux. Ceci ne s'applique pas toujours à certains Fungiidae, qui peuvent exister dans les milieux coralliens dépourvus de sédiment. Ces espèces parmi lesquelles nous trouvons principalement *Fungia fungites*, *F. scutaria*, *F. horrida*, vivent dans les nombreuses cavités des formations construites du platier interne, où elles sont fréquemment "piégées" dans les formations de coraux branchus. On doit, à ce propos, remarquer qu'une telle situation n'a rien d'obligatoire, et ces mêmes espèces peuvent tout aussi bien être présentes sur substrat meuble.

Les espèces solitaires, à colonies aplaties appartenant aux Fungiidae (genres *Diaseris*, *Cycloseris*, *Fungia*) sont simplement posées sur le sédiment, avec lequel une partie plus ou moins grande de leur surface aborale reste en contact. Pour les espèces dont le squelette est arqué, et plus ou moins convexe, seule la périphérie est en contact avec le sédiment (*Halomitra*).

Heteropsammia michelini et *Heterocyathus aequicostatus* ont une base aplatie, mais leur hauteur est, en général, de même ordre de grandeur que leur diamètre.

Il est donc probable qu'ils peuvent rester par eux-mêmes en position normale. A cet égard, le rôle du Sipunculide commensal *Aspidosiphon corallicola*, lequel (dans les deux espèces) possède une ouverture à la face inférieure du pol piérite paraît fondamental ; il aide les coraux à se maintenir en position habituelle ou à se redresser lorsqu'ils ont été renversés par les courants.

Le cas de *Trachyphyllia geoffroyi* est également particulier, quant à ses relations avec le substrat. A l'origine la jeune colonie s'installe sur un petit substrat dur (petit gravier, fragment de coquille). Au cours de sa croissance, elle atteint des tailles importantes en comparaison du petit substrat solide sur lequel elle se fixe primitivement, et peut alors être considérée comme libre, par rapport au substrat meuble dans lequel elle vit. En fait, cette espèce reste en position verticale dans le sédiment dans lequel elle est partiellement enfouie et on peut la considérer comme pivotante ("semi-burrower").

Il ne m'a pas été possible d'observer *in situ* la position de *Sphenotrochus n. sp.* et sa position réelle demeure hypothétique. Il est probable qu'il se pose sur le sédiment, sur l'une de ses faces aplaties, position fréquemment remaniée par les courants. Il pourrait être également une forme pivotante, ainsi que le présument VAUGHAN et WELLS (1943). Ceci toutefois me paraît peu probable, du fait notamment de sa taille, très voisine de celle des particules sableuses, et des courants de fond intenses au niveau de son biotope d'élection.

On doit enfin prendre en considération la situation particulière des espèces libres accidentelles, *Pocillopora danae*, *Stylophora pistillata*, lorsqu'ils sont libres.

Ces espèces commencent par se fixer et se développer sur les tiges de Phanérogames (*Thalassodendron ciliatum* en particulier) ; après la mort de la plante, elles sont libérées et deviennent secondairement libres.

Siderastrea radians, *Goniopora stokesi*, *Porites somaliensis* et *Cyphastrea microphthalma* ont également des colonies libres sphériques.

En règle générale, les faces inférieures posées sur le sédiment ou partiellement enfouies, sont mortes et légèrement aplaties. Cependant, de nombreuses colonies appartenant à ces espèces sont, parfaitement sphériques, le squelette étant totalement recouvert par des tissus vivants. Ceci n'est possible que dans les zones où les colonies peuvent être fréquemment déplacées.

IV - DEPLACEMENT DES ESPECES LIBRES

Toutes les espèces libres sont -en principe- capables de se déplacer soit de façon active (phénomène de locomotion autonome, soit de façon passive (influence d'un facteur externe).

Trachyphyllia geoffroyi, du fait de sa position pivotante, est la seule exception.

Les espèces libres accidentelles sont toujours déplacées passivement, en raison de leur situation normale (sessile), celles-ci ne développent pas de mécanisme de locomotion spécialisé. Elles ont, cependant, en général, un squelette subsphérique ou sphérique qui les rend particulièrement mobile et permet leur transport par les courants suffisamment intenses dans les zones où elles vivent.

De fréquents changements de position sont évidemment nécessaires pour permettre le développement de tissus vivants tout autour du squelette sphérique. L'activité alimentaire des Poissons peut aussi être rendue responsable du déplacement des formes à colonies sphériques. En effet, on observe, sur toute la surface de celles-ci des lésions qui paraissent être les traces de broutage par les poissons "mangeurs de coraux". Ce phénomène de "bioturbation" a été récemment signalé par GLYNN (1973) dans les récifs de Panama.

Il paraît évident que *Sphenotrochus n. sp.*, espèce de petite taille, est également déplacée par les courants de fonds (courants de marée ou courants permanents) qui conditionnent l'existence de son biotope (sables grossiers).

Heteropsammia michelini et *Heterocyathus aequicostatus* peuvent se déplacer à la surface du sédiment. Cependant, leur locomotion n'est pas réellement autonome : leur Sipunculide commensal, *Aspidosiphon corallicola*, en effet, est responsable de leurs mouvements : celui-ci tracte le Scléractiniaire sur des distances variables, en laissant un petit sillon à la surface du sédiment. Ce comportement est tout à fait semblable à celui de nombre d'espèces de Sipunculides (*Phascolion strombi*, par exemple) qui se déplacent en traînant la coquille de Gastéropodes dans laquelle ils habitent.

On doit d'ailleurs rappeler qu'*Aspidosiphon corallicola* s'installe d'abord lui-même dans une coquille morte, coquille sur laquelle se fixe ensuite la planula du Scléractiniaire (FEUSTEL, 1965).

Les Scléractiniaires de la famille des Fungiidae ont acquis un mécanisme locomoteur plus ou moins efficace, en particulier en utilisant leurs tentacules périphériques (c'est la seule région du squelette -en général convexe- qui soit en contact avec le fond). Il semble que l'activité locomotrice soit en relation inverse de la taille moyenne du squelette : les Fungiidae coloniaux, avec un squelette de grande taille (*Herpolitha limax*, *Halomitra philippinensis* par exemple) n'ont que des mouvements de faible amplitude, si toutefois ils en ont. (Il peuvent être déplacés passivement cependant, lorsque les sédiments accumulés sur les pentes où ils vivent, sont brutalement transportés par des vagues ou courants de tempête, ou à l'occasion d'autres "catastrophes").

Les mêmes remarques s'appliquent aux espèces les plus grandes du genre *Fungia*. Il nous a été impossible de mettre en évidence des déplacements autonomes significatifs chez les *Fungia danai*, par exemple.

Les autres espèces de *Fungia* (à l'exception de celles qui sont "piégées" dans les interstices des formations construites) sont plus ou moins mobiles. Certains individus de *Fungia fungites*, notamment, peuvent se déplacer de quelques dizaines de centimètres en 24 heures, alors que *Fungia scutaria*, au contraire, est considérée, même lorsqu'elle est sur substrat meuble, comme une espèce "paresseuse" (HUBBARD & POCKOCK, 1972).

L'activité motrice est particulièrement remarquable chez *Diaseris distorta* l'une des espèces les plus petites, parmi les Fungiidae.

De plus, cette espèce est capable d'escalader (par exemple, le bord d'une boîte de Petri) ou de creuser un trou dans le sédiment pour se remettre à l'endroit, lorsqu'elle a été renversée, ainsi que cela a été décrit par HUBBARD (1972) et HUBBARD & POCKOCK (1972).

Nous avons pu également provoquer des réactions de "retournement" chez quelques espèces de *Fungia*, en aquarium, mais ce comportement est exceptionnel, et demeure probablement très rare, dans les conditions naturelles.

V - DISTRIBUTION ET ECOLOGIE

Nous avons déjà indiqué que les Scléractiniaires libres n'étaient pas restreints aux milieux récifaux. Cependant, toutes les espèces citées ci-dessus peuvent exister sur substrats meubles récifaux, à l'exception (d'ailleurs facultative) de quelques espèces de *Fungia*.

Les différentes espèces libres sont généralement inféodées à des types de sédiment très bien définis (quoiqu'elles puissent s'accommoder d'une certaine marge de variation dans leur composition granulométrique). En conséquence, leur répartition est commandée par celle des différents types sédimentaires. On pourra donc trouver des Scléractiniaires libres inféodés à chacun des grands groupes de biotopes récifaux, la seule exception étant constituée par *Herpolitha limax* qui paraît être très tolérante vis à vis du sédiment et qui présente une large répartition.

A - Sables grossiers plus ou moins propres

1) La pente externe

Les sédiments relativement grossiers existant sur la pente externe, vers 18 - 20 m. (accumulation sédimentaire de la partie inférieure de la zone éperons-sillons), renferment en grande abondance une forme libre de *Leptoseris papyracea*, ainsi que le Fungiidae *Herpolitha limax*, qui est toutefois beaucoup moins fréquent.

A une profondeur légèrement plus grande, les cuvettes de la dalle corallienne sont tapissées de sables grossiers auxquels s'ajoutent des éléments terrigènes plus fins. On y rencontre *Sphenotrochus n. sp.* et *Diaseris distorta*, ces deux espèces étant constamment présentes sans être jamais très abondantes. *Trachyphyllia geoffroyi* est également localisée aux cuvettes de la dalle corallienne où il demeure très rare.

2) Passes

Des sables grossiers tapissent le fond des passes entre les édifices récifaux, ou entre les récifs et le littoral. Ce milieu particulier est caractérisé par l'existence, en permanence, de courants de fond qui maintiennent le sédiment dépourvu de toute particule fine .

Ainsi, dans la passe Sud du lagon de Tuléar, retrouve-t-on *Sphenotrochus n. sp.* Dans les récifs du Nord Ouest de Madagascar, *Trachyphyllia geoffroyi*, *Diaseris distorta* et *Heteropsammia michelini* existent dans le même type de biotope : sur les sables moyens propres, *Heteropsammia michelini* peut être localement abondant (60 colonies / m²).

Ce peuplement à *Trachyphyllia geoffroyi*, *Diaseris distorta* et *Heteropsammia michelini* est semblable à celui décrit par GOREAU & YONGE (1968) à Lizard Island (Australie). Le sédiment paraît être cependant moins grossier à Lizard Island. La même remarque s'applique aux peuplements décrits par SALVAT (1964, 1965), dans le lagon de Nouvelle Calédonie, où le sédiment possède une teneur encore plus forte en éléments fins, ce qui provoque le remplacement d'*Heteropsammia michelini* par *Heterocyathus sp.* (Ces deux exemples concernent des peuplements de lagon, et il est tout à fait normal d'y trouver des sédiments légèrement envasés).

3) Platier récifal

En dernier lieu, il existe des sables grossiers, hétérométriques, dans les couloirs du platier à alignements. Ceux-ci renferment plusieurs espèces de *Fungia* (*F. fungites*, *F. repanda*, *F. horrida*, *F. scutaria*). Ces espèces toutefois, présentent une répartition plus large, et elles ne sont pas rares sur les pentes abritées, plus ou moins envasées du lagon.

Les formes libres de *Goniopora stokesi* et de *Siderastrea radians* se localisent sur la bordure interne du platier récifal et (pour la dernière espèce) sur le rebord des bancs récifaux, où des écoulements d'eau plus ou moins laminaires persistent à basse mer. Elles sont généralement restreintes aux zones d'herbiers à *Thalassodendron ciliatum* et *Syringodium isoetifolium*, lesquels, en général, s'établissent sur des sables grossiers.

Ces deux espèces ont une distribution en taches, et *Goniopora stokesi* est localement si abondant qu'il provoque une disparition complète des Phanérogames. (Dans les récifs du Nord Ouest de Madagascar, *Goniopora stokesi* n'est pas rare sur les substrats sableux recouverts par la Phanérogame *Enhalus acoroides*, malgré l'ombre provoquée par les larges feuilles rubannées. Une telle situation est tout à fait semblable à celle décrite par ROSEN & TAYLOR (1968), dans le lagon d'Aldabra, où des peuplements de *Goniopora stokesi* vivent dans l'ombre des palétuviers).

Diaseris distorta et *Cycloseris cyclolites* se trouvent aussi dans ce même type de biotope (bordure des herbiers épirécifaux). *Cycloseris cyclolites*, assez rare, se localise préférentiellement dans les écoulements canalisés (chenaux de drainage, déversoirs). La distribution de *Diaseris distorta*, espèce commune, est irrégulière. En certaines zones où l'herbier est particulièrement clairsemé, on peut compter jusqu'à 1 500 individus par m².

Les espèces libres facultatives, et tout particulièrement *Stylophora pistillata* et *Pocillopora danae* existent dans les cuvettes ou flaques des herbiers de Phanérogames, localisées dans la partie antérieure de l'accumulation sableuse épirécifale, au voisinage de la dépression médiane, dans la partie centrale du Grand Récif. Nous avons déjà indiqué que ces deux espèces se fixent parfois sur les tiges de Phanérogames (en fait *Thalassodendron ciliatum* est la seule espèce à posséder des tiges d'une longueur suffisante pour permettre une telle fixation), et deviennent libres lorsque la Phanérogame meurt.

Stylophora pistillata et *Pocillopora danae* n'ont pas été observées, sous forme libre, dans les autres biotopes à *Thalassodendron* (bordure interne du platier, pente du lagon).

La proximité de la dépression médiane où vivent de nombreuses colonies de ces deux Scléractiniaires, pourrait expliquer leur abondance, sous forme libre, dans les cuvettes de l'herbier situées au voisinage.

B - Sables vaseux, vases sableuses et vases dans les biotopes de lagon (pentes et fond de lagon)

1) Sables vaseux

Nous ne prenons pas en considération ici les sables grossiers, localisés aux passes, ou juste en arrière de celles-ci.

Dans les biotopes spécifiques des lagons, les peuplements de Scîr-ractiniaires libres les plus caractéristiques et les plus répandus sont les peuplements à *Heteropsammia michelini* et *Heterocyathus aequicostatus*.

Ils sont surtout présents dans les sables peu vaseux. Dans les meilleures conditions, une densité de 200 colonies par m² a été notée pour *Heteropsammia michelini* et 70 individus par m² pour *Heterocyathus aequicostatus*. Nous avons déjà indiqué qu' *Heteropsammia michelini* pouvait également être présent dans les sables grossiers. Il paraît, à ce sujet, nécessaire de préciser que les exigences des deux espèces sont notablement différentes, bien qu'il y ait un recoupe-ment dans leurs marges de tolérance. En fait, *Heterocyathus aequicos-tatus* se trouve dans des sédiments allant des sables légèrement vaseux aux vases sableuses. Ceci explique pourquoi on peut le rencontrer à des profondeurs plus grandes qu' *Heteropsammia michelini*, ainsi que dans les zones du lagon plus directement influencées par les apports estua-riens ou deltaïques (dans ces deux cas, au contraire, *Heteropsammia michelini* disparaît, du fait de la teneur importante en éléments fins).

La présence simultanée de *Heteropsammia michelini* et *Heterocyathus aequicostatus* correspond à un type bien défini de sédiment (sables peu vaseux) lequel se trouve, du fait de la combinaison des divers facteurs du milieu, être largement répandu sur les fonds du lagon.

On doit également signaler que des peuplements de *Diaseris distorta* existent dans le lagon, sur les mêmes types de fonds, mais de façon moins constante (*Diaseris distorta* serait alors restreinte aux zones de sable très peu vaseux).

2) Vases sableuses et vases

Les pentes de lagon (pente interne du Grand Récif, pente des récifs de lagon pentes des vasques et lagons enclavés) sont fréquemment tapissées de vases sableuses ou même de vase pure, lorsqu'elles sont en zone abritée. Dans ces milieux extrêmes, les seuls Scléractiniaires libres présents appartiennent à la famille des Fungiidae. Nous avons déjà indiqué le caractère ubiquitaire de *Herpolitha limax* qui peut vivre sur les vases sableuses des pentes du lagon, où elle est accompagnée par plusieurs espèces de *Fungia* (*F. fungites*, *F. paumotensis*) toutes ces espèces étant disséminées sur le fond. Cependant les peuplements de Scléractiniaires libres les plus caractéristiques des pentes vaseuses de lagon sont constitués par *Halomitra philippinensis*. Cette espèce est irrégulièrement distribuée, mais peut localement constituer la seule espèce d'épifaune sur une centaine de mètres carrés, avec un taux de recouvrement supérieur à 80 %. (fig n°58)

Enfin, sur les pentes très vaseuses, deux espèces peuvent être rencontrées, mais elles demeurent rares : *Fungia danai* et (dans les récifs du Nord Ouest de Madagascar seulement) *Polyphyllia talpina*. L'une et l'autre paraissent jusqu'à maintenant être limitées à ces milieux extrêmes.

VI - DISCUSSION

Toutes les espèces que nous avons mentionnées, ont déjà été trouvées, en différentes régions de l'Indo-Pacifique, mais pas nécessairement en milieu corallien.

Ceci est valable, en particulier, pour les deux espèces ahermatypiques *Heterocyathus aequicostatus* et *Sphenotrochus n. sp.* Celles-ci ne sont, en aucune façon, restreintes aux biotopes récifaux, et peuvent être trouvées plus profondément.

Sphenotrochus n. sp., comme la plupart des espèces de ce genre a des exigences strictes en ce qui concerne la granulométrie du sédiment, et est exclusivement présente dans les sables grossiers remaniés en permanence par les courants de fond.

Suivant la région géographique considérée, différentes espèces se retrouvent dans ce type de milieu : *Sphenotrochus gilchristi* en Afrique du Sud (GARDINIER, 1904), *Sphenotrochus intermedius* en Méditerranée (PICARD, 1963) et Atlantique Nord (GLEMAREC, 1969), *Sphenotrochus auritus* sur les côtes du Brésil (KEMPF, 1970).

De même, *Leptoseris papyracea* a été récoltée par diverses expéditions océanographiques, notamment l'expédition du Siboga à Banda, Sulu, Andamans, et cette même espèce a été signalée plus récemment aux Seychelles (TAYLOR, 1968). Les signalisations concernant les sables à *Heteropsammia* et *Heterocyathus* sont encore plus nombreuses : Golfe de Tadjourah (BOUVIER, 1895), Iles Maldives (GARDINIER & WAUGH, 1939), Seychelles (TAYLOR, 1968), Iles Nicobar (SCHEER, 1971), Afrique du Sud (GARDINIER, 1904). Cependant, les indications écologiques et en particulier les données concernant la nature des sédiments (y compris une analyse granulométrique), font le plus souvent défaut et les comparaisons que l'on pourrait faire n'ont qu'une valeur approximative. Nous avons montré qu'à Madagascar *Heteropsammia michelini* et *Heterocyathus aequicostatus* présentaient des exigences différentes vis-à-vis des sédiments. Cette remarque est probablement valable à l'échelle de l'ensemble indo-pacifique, mais cela demanderait à être confirmé par un plus grand nombre d'observations et d'analyses granulométriques.

A l'exception des travaux de GOREAU & YONGE (1968) et de SALVAT (1964-1965) mentionnés ci-dessus, on ne possède que peu d'indications sur les exigences de *Diaseris distorta* et de *Cycloseris cyclolites*. La même remarque s'applique à de nombreux autres Fungiidae, et en particulier aux espèces qui, à Madagascar, paraissent restreintes à des sédiments vaseux particuliers (*Halomitra philippinensis*, *Fungia danai*, *Polyphyllia talpina*).

En définitive, le manque de données comparatives ne nous permet donc pas, dans la majorité des cas, de définir la signification écologique précise de la plupart des espèces de Scléractiniaires libres présentes dans les formations récifales.

LISTE DES BIOTOPES

I	Talus prérécifal	
II	Horizon inférieur	
III	Horizon moyen	Dalle corallienne
IV	Horizon supérieur	
V	Horizon inférieur	
VI	Horizon moyen	Zone éperons-sillons
VII	Horizon supérieur	
VIII	Plateforme supérieure des éperons	
IX	Ensellement externe	
X	Glacis récifal	
XI	Ecoulements, déversoirs, couloirs de marée	
XII	Levée détritique	
XIII	Platier compact	
XIV	Platier à alignements coralliens	
XV	Platier à éléments dispersés	
XVI	Platier à microatolls	
XVII	Dépression médiane	
XVIII	Accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames	
XIX	Mares de l'herbier	
XX	Pente interne	
XXI	Pente des vasques et lagons enclavés	
XXII	Pente des récifs internes	
XXIII	Platier des récifs internes et des bancs coralliens	
XXIV	Platiers très ensablés	
XXV	Fonds meubles de lagon	

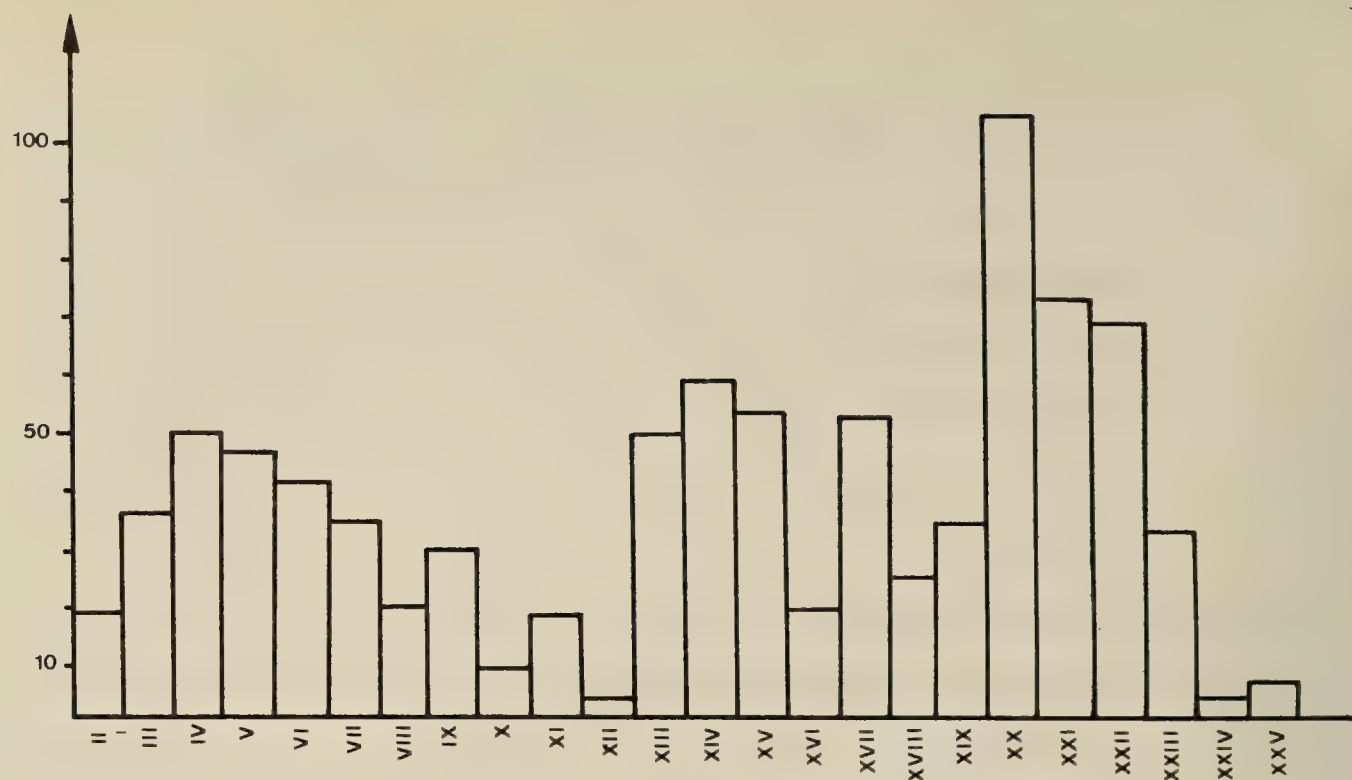


Fig 64 Nombre d'espèces de Scléractiniaires dans les différents biotopes

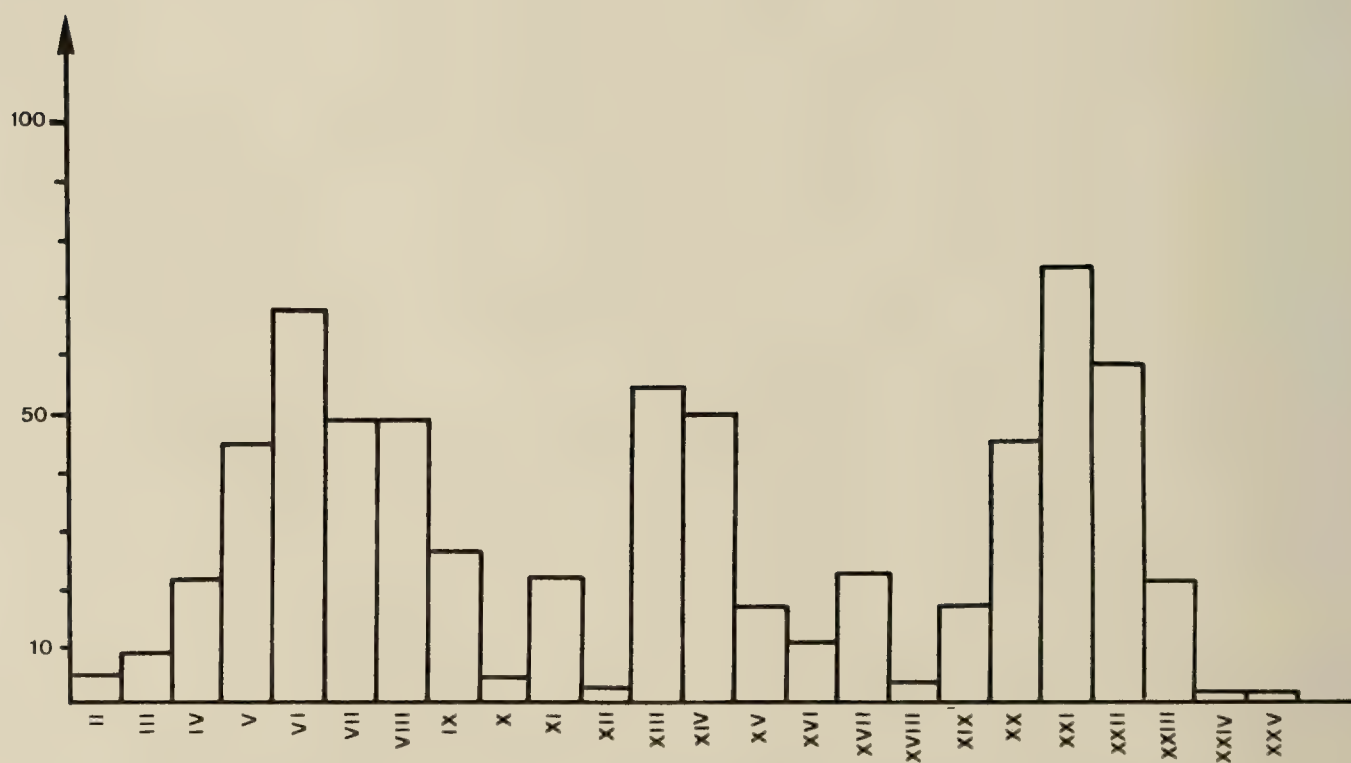


Fig 65 Pourcentage par biotopes des surfaces recouvertes par les Scléractiniaires

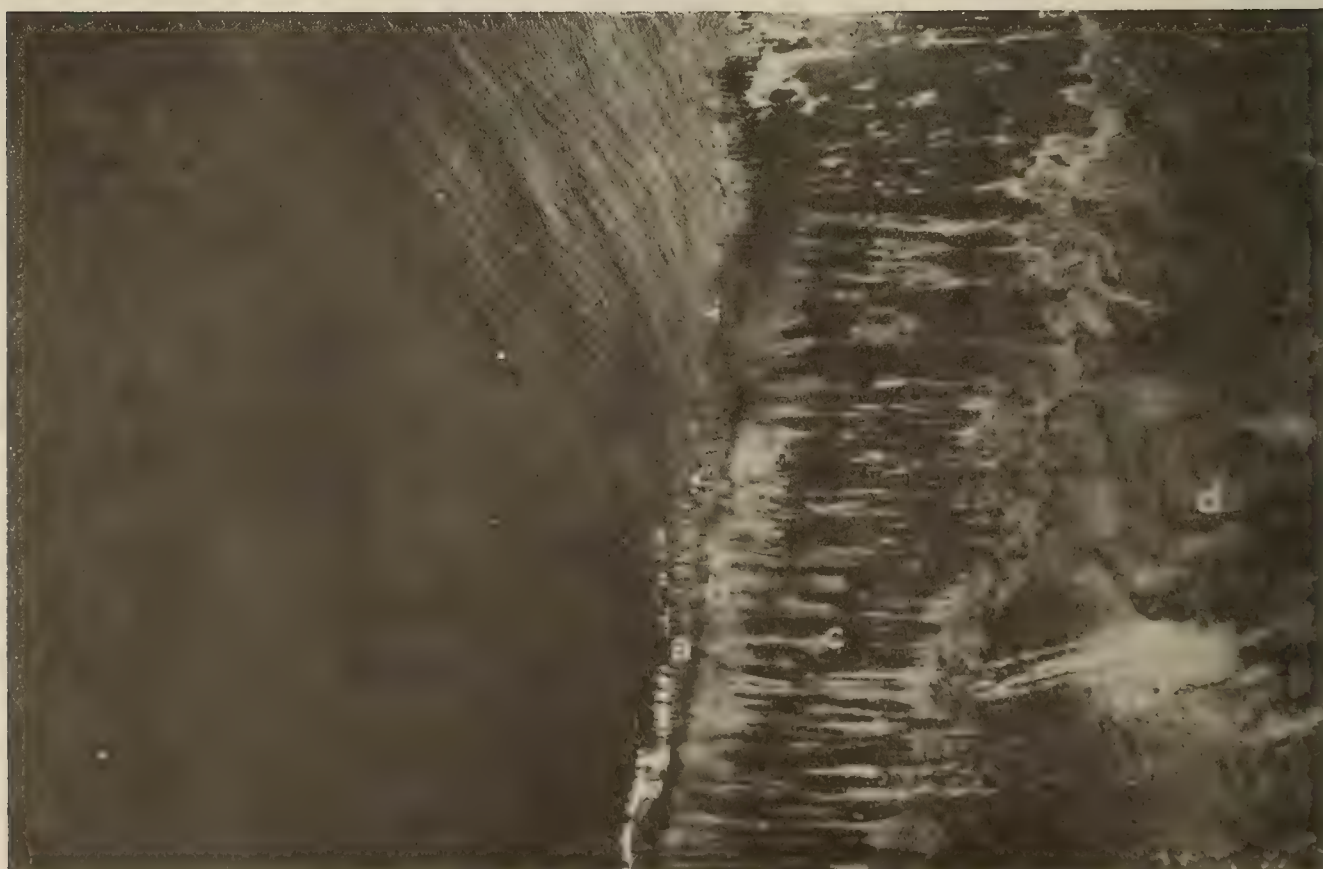
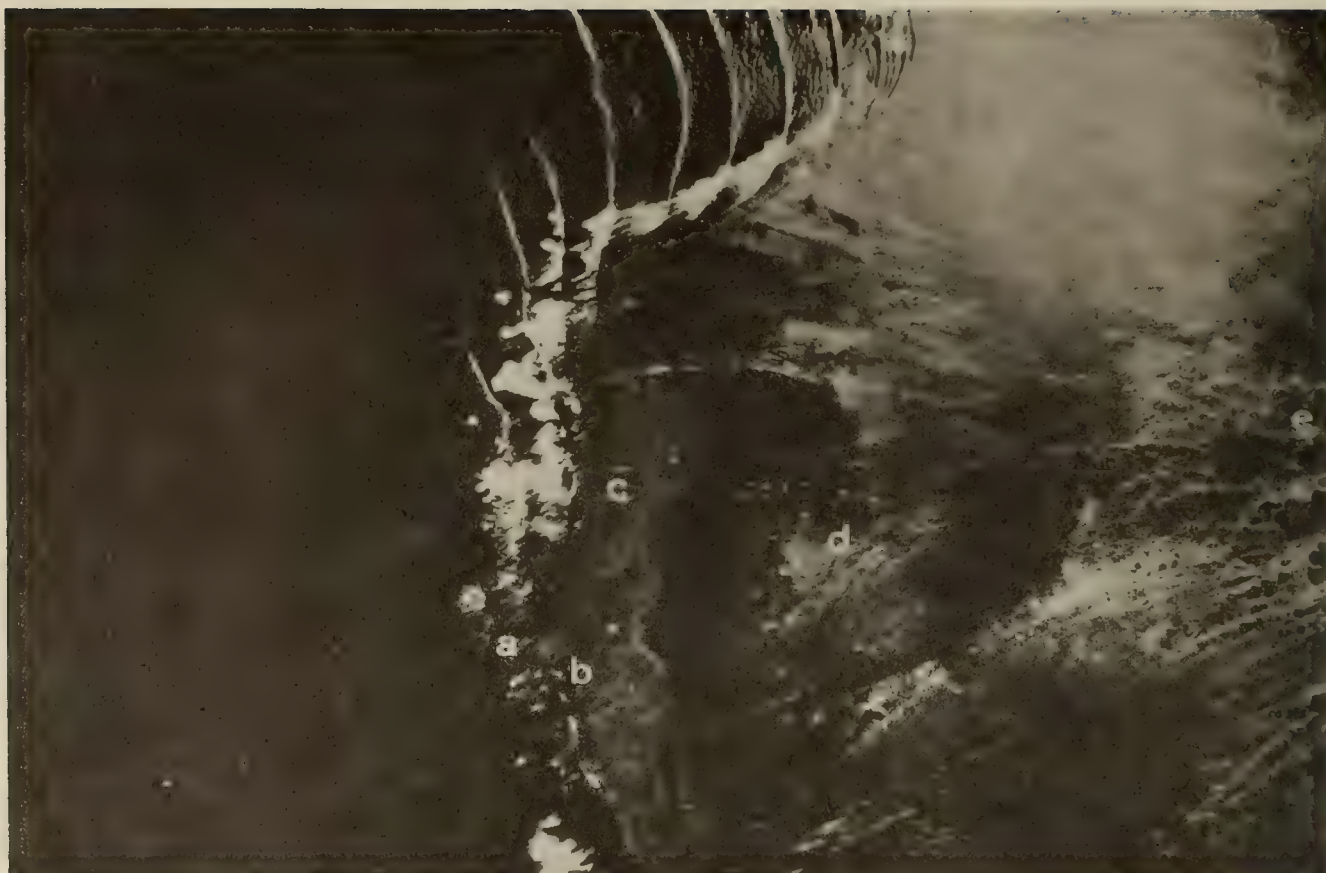
Légende des figures 66 & 67

Fig 66 Zonation sur le platier d'un récif immature

- A Front récifal
- B Champ de Scléractiniaux branchus
- C Dômes embryonnaires
- D Platier à petites colonies isolées
- E Premiers stades d'implantation des herbiers

Fig 67 Aspect de la zonation normale sur un récif parvenu à maturité

- A Platier externe
- B Levée détritique
- C Formations construites du platier interne
- D Herbiers de Phanérogames







C I N Q U I E M E P A R T I E

CONCLUSIONS GENERALES

POSITION DES PEUPLEMENTS A DOMINANCE D'ANTHOZOAIRE DANS LE BENTHOS LITTORAL

I - PLACE DANS L'ETAGEMENT

Le problème se pose de savoir si l'on doit considérer la biocoenose subrécifale de la dalle corallienne comme référable à l'étage Circalittoral.

Remarquons tout d'abord que cette biocoenose subrécifale correspond aux deux horizons à *Echinophyllia* et à *Leptoseris*, définis par WELLS (1954) à Bikini, et dont la limite inférieure est de 145 m. Malgré la clarté des eaux océaniques tropicales, cette valeur paraît nettement trop élevée pour se situer dans l'étage Infralittoral. On doit cependant rappeler que les formations de Phanérogames marines sont propres à l'étage Infralittoral, et les correspondances latérales entre peuplements subrécifaux et herbiers devraient fournir la réponse à cette question.

Nous avons même constaté en Mer Rouge (observations inédites) que la Phanérogame *Halophila stipulacea* existait jusqu'à la profondeur de 70 m., en même temps que les *Echinophyllia* dont c'est, par ailleurs, la limite inférieure probable. Le caractère fragmentaire de nos observations (s'agissait-il d'un herbier dense, de quelques pieds isolés ?) ne permet malheureusement pas de trancher.

Il semble bien, d'autre part, qu'*Halophila stipulacea* constitue une exception parmi les Phanérogames, par sa grande tolérance à des éclaircissements réduits, et des indices de plus en plus nombreux tendraient à prouver que cette espèce peut exister au moins dans la partie supérieure de l'étage Circalittoral.

La composition globale de la biocoenose subrécifale de la dalle corallienne (présence d'Algues dont le caractère hémisciaphile est indiscutable) et les données relatives à la pénétration de la lumière (l'éclairement est de l'ordre de 1 % de celui de la surface vers 50 m.) nous conduisent à considérer, au moins provisoirement, *la biocoenose subrécifale de la dalle corallienne comme référible à l'étage Circalittoral.*

Cette biocoenose n'est cependant pas du tout l'homologue du Coralligène méditerranéen.

En effet, bien qu'étant située dans le même étage, et bien que renfermant des organismes à squelette calcaire (coraux) elle est dénuée de l'intense activité concrétionnante qui est la caractéristique fondamentale du Coralligène de Méditerranée.

La biocoenose récifale, composée d'organismes photophiles, est référible à l'étage Infralittoral. Nous avons montré précédemment que les blocs les plus élevés de la levée détritique atteignent la base de l'étage Médiolittoral. La biocoenose récifale à dominance de Scléractiniaires s'étend donc sur presque toute la hauteur de l'étage Infralittoral.

On doit remarquer de plus :

- la rareté des substrats solides infralittoraux non récifaux;
- l'aptitude des Scléractiniaires à se développer aussi bien à partir d'un substrat meuble (espèces libres, parfaitement adaptées à la vie en milieu sédimentaire ou se fixant sur les petites substrats figurés) qu'à partir d'un substrat solide ;
- l'importance des facteurs climatiques (lumière) dans son installation et dans les stades progressifs de son évolution (en dépit d'un aspect périphérique ou aspect de surface modelé par les facteurs édaphiques à maturité).

Ces caractères nous font considérer la biocoenose photophile récifale comme le *climax* de l'étage Infralittoral des mers tropicales.

Par ailleurs, si l'on cherche à comparer la place occupée dans l'étagement par cette biocoenose, on doit, pour les mers sans marée, faire le rapprochement avec la biocoenose des Algues Photophiles de Méditerranée.

Rappelons cependant, qu'en Méditerranée, le climax n'est pas représenté par la biocoenose des Algues Photophiles, mais est transféré au niveau de l'herbier de Posidonies qui représente (comme la biocoenose récifale) le biotope d'exhaussement du substrat.

Dans les mers tempérées à fortes marées, il semble qu'un bon équivalent de la position occupée par la biocoenose récifale soit constitué par les peuplements de Laminaires.

L'existence de la biocoenose récifale à dominance de Scléractiniaires dans l'étage Infralittoral des mers tropicales ne représente pas une véritable exception à la loi de la dominance de la végétation dans les fonds les plus éclairés. Nous avons vu, en effet, que les Algues étaient omniprésentes dans cette biocoenose, et on ne doit pas oublier l'existence de Zooxanthelles chez bon nombre d'Anthozoaires récifaux et d'Algues endosquelettiques, chez les Scléractiniaires, même si l'on n'attribue pas à ces dernières l'importance que certains auteurs leur avaient prêtée.

II - ZONATION HORIZONTALE

Les principes d'une zonation horizontale des peuplements en unités se succédant au littoral vers le large et appelés "Ensembles" ont été définis par PICARD (1967) sur la base de l'exemple de la région de Tuléar, précisément.

Nous ne rappellerons donc, dans les lignes qui suivent, que les principaux résultats relatifs aux peuplements à dominance d'Anthozoaires.

Un "Ensemble" est une unité du domaine benthique présentant des conditions homogènes (ou variant dans le même sens, entre les limites de chaque unité) d'un triple point de vue :

- morphologique,
- hydrodynamique et sédimentologique,
- bionomique.

Les peuplements à dominance d'Anthozoaires de la région de Tuléar s'inscrivent dans trois ensembles :

Ensemble Frontorécifal,
Ensemble Epirécifal,
Ensemble Postrécifal.

Ceux-ci sont encadrés par un Ensemble Prélittoral (vers le large) et un Ensemble Frontolittoral (vers la côte) ; en l'absence de formation récifale, il y a passage direct de l'un à l'autre de ces deux Ensembles.

A - L'ensemble Frontorécifal

L'ensemble Frontorécifal comprend les zones suivantes :

- Peuplements subrécifaux de la dalle corallienne,
- Zone éperons-sillons,
- Plateforme supérieure des éperons.

On doit faire, à propos de cet Ensemble Frontorécifal, deux remarques :

1) Il y a une parfaite identité dans l'extension tant verticale qu'horizontale des zones définies comme suit par PICARD (1967) :

- Zone non structurée de la pente récifale à *Echinophyllia* et *Leptoseris*, (classée dans l'Ensemble Frontorécifal et dans l'étage Infralittoral),

- Zone des Mélobésiées dominantes, (classée dans l'Ensemble Prélittoral et dans l'étage Circalittoral).

Des observations nombreuses ont montré depuis lors que ces deux zones ne représentent, en fait, que l'aspect "substrats solides" et "substrats meubles" des peuplements de la dalle corallienne. Il est donc nécessaire de modifier légèrement le schéma proposé par PICARD, en rangeant ces deux types de formations de la dalle corallienne dans l'Ensemble Frontorécifal et dans l'étage Circalittoral.

2) Dans les récifs brésiliens (LABOREL, 1967), les peuplements subrécifaux de la plateforme externe, entre 40 et 70 m., qui correspondent à ceux de la dalle corallienne de Tuléar, se trouvent en position pré-littorale. En fait, il n'y a pas nécessairement correspondance réciproque entre Ensemble Prélittoral et étage Circalittoral, ainsi que l'admet LABOREL (p. 192) : cette interprétation erronée de la signification des "Ensembles" d'une part, les modifications apportées ci-dessus au schéma de PICARD d'autre part, pourraient expliquer à la fois l'"anomalie" brésilienne, et les difficultés rencontrées par LABOREL pour interpréter la zonation décrite par WELLS sur la pente externe de Bikini (zonation tout à fait comparable d'ailleurs, à celle de Tuléar).

B - L'ensemble Epirécifal

L'ensemble épirécifal regroupe les zones et biotopes suivants :

- Zone de transfert et dépôt de blocs et éléments très grossiers (ensellement externe, glacis, levée détritique),
- Zone de transfert et dépôt de graviers et sables plus ou moins grossiers (formations construites du platier interne),
- Zone de rétention des sédiments fins (accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames).

C - L'Ensemble Postrécifal

L'ensemble Postrécifal renferme la totalité des peuplements de lagon, lesquelles se classent en trois grandes catégories :

- Sédiments coralliens (fortement contaminés, dans le lagon de Tuléar, par des intrusions terrigènes),
- Herbiers de Phanérogames (*Thalassodendron ciliatum*, *Halophila stipulacea*, *H. ovalis*),
- Formations construites par les Scléractiniaires.

On doit remarquer que, lorsque le lagon est très large, les conditions de mode peuvent ne plus être homogènes et l'on distingue, dans celui-ci une partie "sous le vent" et une partie "au vent". Il en est de même lorsque certaines des formations construites de lagon sont soumises à l'influence des houles diffractées ou réfractées des passes.

On retrouve dans les deux cas, sur la partie exposée des récifs de lagon, des conditions typiquement frontorécifales, du triple point de vue hydrodynamique et sédimentologique, morphologique et bionomique. Cette situation est simplement ébauchée à Tuléar, où des amorces seulement de structures en éperons et sillons apparaissent à Norinkazo et Ankarandava.

Les considérations ci-dessus développées, à propos de la partie frontale des récifs de lagon valent également pour le platier de ces mêmes récifs dont l'essentiel est placé dans des conditions typiquement épirécifales.

L'Ensemble Postrécifal peut donc localement renfermer des secteurs référables à l'Ensemble Frontorécifal, ou à l'Ensemble Epirécifal. Ceci n'a rien de surprenant en soi. Il s'agit d'un phénomène d'*enclave* d'un Ensemble dans un autre Ensemble, phénomène tout à fait analogue à celui des enclaves observées dans l'étagement.

COMPARAISONS BIONOMIQUES

Dans l'ensemble, les études consacrées aux milieux récifaux ont jusqu'à maintenant, été beaucoup plus morphologiques ou physiographiques que biologiques.

Par ailleurs, les études proprement écologiques sont souvent restées au stade de monographies ou de descriptions locales, fortement influencées par le "cadre" physiographique, en général rigide (pente externe, platier, lagon).

L'absence générale de considérations bionomiques n'a pas non plus permis aux auteurs de dégager les éléments de l'étagement ou de la zonation récifale pouvant avoir une valeur générale, à l'échelle de l'Indopacifique.

L'ENSEMBLE FRONTO-RECIFAL

A - La dalle corallienne

Les peuplements "*à Echinophyllia et Leptoseris*" de la dalle corallienne de Tuléar sont directement comparables à ceux décrits par GARDINER (1903) des Maldives et par WELLS (1954) de Bikini.

Les observations que nous avons pu faire, tant dans l'Océan Indien qu'en Mer Rouge tendent à prouver que :

- Il n'y a pas, en général, de subdivision entre une zone à *Echinophyllia* et une zone à *Leptoseris*. Le plus souvent, ces deux genres se trouvent en mélange, avec une dominance locale tantôt de l'un tantôt de l'autre.

- Il s'y ajoute toujours d'autres genres appartenant aux mêmes familles, Agariciidae et Pectiniidae :

Agariciidae : *Pachyseris*,

Pectiniidae : *Oxypora*, *Pectinia*.

Pour cette raison nous avons proposé (PICHON, 1972 a) de dénommer cette partie de la pente externe : "zone à Agariciidae et Pectiniidae".

Ses composants (auxquels s'ajoutent parfois quelques Mussidae : *Cynarina lacrymalis*, *Blastomussa merleti*) ont été signalés sur toutes les pentes externes des récifs indopacifiques lorsqu'elles ont été étudiées à des profondeurs suffisantes, même si l'individualité du peuplement n'a pas été reconnu en tant qu'entité fondamentale.

Les différences dans l'extension bathymétrique de la zone à Agariciidae - Pectiniidae, à Tuléar d'une part, et à Bikini d'autre part, sont évidemment liées à la différence de clarté des eaux.

Le cas de Tuléar est un bon exemple de zonation observée dans les récifs établis à proximité des masses continentales. (Très souvent les eaux y sont encore plus turbides qu'à Tuléar et la zonation y apparaît plus condensée, en même temps que décalée vers les faibles profondeurs). L'exemple de Bikini, au contraire, est caractéristique des récifs océaniques baignés par des eaux limpides.

Il est intéressant de noter qu'en Atlantique, GOREAU & HARTMAN (1963) ont observé sur la partie profonde des récifs de la Jamaïque (40 - 70 m) des peuplements à *Agaricia undata*, *A. fragilis*, *A. cucullata*, lesquels paraissent représenter un équivalent parfait des Agariciidae indopacifiques, *Leptoseris* et *Pachyseris*.

Ces mêmes auteurs, ainsi d'ailleurs que ROOS (1964), et dans une certaine mesure LABOREL 1967), ont insisté sur deux caractères que nous avons nous-même mentionné, à propos de la dalle corallienne de Tuléar :

- Faible activité constructrice des organismes sécréteurs de calcaire,
- Importance des peuplements de Spongiaires.

En dépit des différences faunistiques considérables entre le peuplement des deux provinces atlantique et indo-pacifique, il existe donc un parallèle étroit dans les peuplements de la pente externe récifale profonde qui mérite d'être souligné.

B - Zone éperons-sillons et plateforme supérieure des éperons.

Les données comparatives font défaut pour ces biotopes qui sont en mode très battu. Il semble que l'on doive distinguer deux cas, suivant qu'il existe ou non une crête algale.

Celle-ci est absente des récifs de Tuléar, malgré l'existence d'espèces du genre *Porolithon* (*P. onkodes*, *P. craspedium*).

Il n'est peut-être pas inutile de rappeler ce que GUILCHER & al. (1965, p. 65) écrivaient à ce sujet à propos de Mayotte : "Depuis les études américaines sur les îles Marshall, on a plus ou moins pris l'habitude de considérer comme un trait caractéristique des récifs océaniques la "crête algale", constituée d'Algues calcaires, et en particulier de *Porolithon*, de couleur rose, qui couronne les récifs du côté externe, dans leur partie la plus battue... On ne doit pas considérer la crête algale comme un trait caractéristique des récifs océaniques battus par la houle du large : elle n'existe qu'en certaines régions des mers coralliennes et manque en d'autres, en particulier à Mayotte".

Ces considérations rejoignent d'ailleurs celles formulées précédemment par WELLS (1954, p. 404), à propos de Yonge Reef, sur la Grande Barrière d'Australie : "From this, it appears that although algae are abundant here, an algal ridge, similar to those of the reefs previously analyzed does not occur in spite of the favorable situation".

Le cas des récifs de la région de Tuléar est tout à fait semblable à celui de Mayotte et de Yonge Reef. Les causes de la prolifération des Algues calcaires (*Porolithon*) sur le front externe de certains récifs de mode battu demeurent mal connues.

Dans les récifs atlantiques, ou tout au moins Caraïbes, qui n'émergent jamais, WELLS (1957) admet que la crête algale ne peut se développer du fait du niveau du platier trop bas par rapport au niveau moyen du plan d'eau. Il en est probablement de même à Tuléar, où, à cause du marnage important, il existe une forte différence de hauteur entre le niveau moyen de la mer et le niveau de la plateforme supérieure des éperons (qui n'émerge qu'exceptionnellement). La marée viendrait ainsi, à Tuléar, atténuer pendant une bonne partie du temps l'effet du déferlement des grandes houles (d'où l'existence, en définitive d'un mode moins violemment battu que dans les zones où une marée faible ne peut exercer d'effet protecteur et laisse le rebord récifal soumis en permanence au déferlement).

- Présence d'une crête algale

Lorsqu'il existe une crête algale, sa partie sommitale correspond à la plateforme supérieure des éperons de Tuléar, et elle s'étend vers l'extérieur jusqu'aux environs de 18-20 m., c'est-à-dire sur l'équivalent de la zone éperons-sillons. D'après les données de WELLS (1954) et celles plus récentes de CHEVALIER & al. (1969), la dominance des Algues et tout particulièrement des Corallinacées (*Porolithon onkodes*, auquel s'ajoute *Chevaliericrusta polynesiae* aux Tuamotu)

est totale. A l'inverse, les coraux sont pratiquement absents, ou tout au moins très rares dans cette zone, sauf dans une certaine mesure, dans sa partie inférieure.

Au-delà de 18-20 m., la crête algale en éperons et sillons de certains récifs du Pacifique est parfois suivie par la "terrasse des 20 m". Le peuplement de cette terrasse est mal connu, mais il paraît très analogue à celui de la région de transition entre la zone éperons-sillons de Tuléar et la dalle corallienne.

- Absence de crête algale

Un grand nombre de récifs coralliens de l'Océan Indien, ne présentent pas de crête algale, même lorsqu'ils sont en mode battu. On retrouve, en général, dans le haut de l'Ensemble Frontorécifal, une zonation analogue à celle de Tuléar. C'est le cas, par exemple, de l'Archipel des Mascareignes, où FAURE (1973 b), FAURE & MONTAGGIONI (1970, 1971 a) décrivent des peuplements analogues à ceux de la zone éperons-sillons de Tuléar.

En raison des caractéristiques géomorphologiques locales, ces auteurs distinguent cependant :

- + Des éperons-sillons d'origine morpho-récifale (jusque vers 15 m.)
- + Des éperons-sillons d'origine morpho-structurale, dont le peuplement, très comparable à celui de l'horizon inférieur de la zone à éperons et sillons de Tuléar, constitue la transition vers les peuplements de type "dalle corallienne" situés plus profondément.

Par ailleurs, ROSEN (1971 a), étudiant les récifs de Mahé (Seychelles) a noté la correspondance entre les conditions de mode et les formes de croissance (c'est-à-dire les espèces dominantes). Cet auteur définit ainsi trois "assemblages".

.. Mode battu : "*Pocillopora* assemblage" (espèces à digitations courtes et épaisses)

.. Mode relativement protégé : " *Acropora* assemblage" (colonies branchues de grande taille). Il s'agit, aux Seychelles, de l'espèce *Acropora formosa*, très voisine d'*Acropora pharaonis*.

.. Mode calme : "*Porites* assemblage" (prédominance des colonies massives).

Ces différents "assemblages" se succèdent du haut en bas de la structure éperons-sillons, en donnant une zonation qui est similaire à celle décrite de Tuléar. L'aspect du peuplement correspondant aux modes les plus battus (front récifal) paraît toutefois manquer aux Seychelles, où ROSEN ne signale pas de rebord de pente à *Acropora danai*, *A. decipiens*, *A. rotumana*.

Ce schéma de la correspondance entre les conditions de mode et les formes de croissance, serait également valable dans les récifs atlantiques. En effet, la synthèse des observations de GOREAU (1959), LEWIS (1960), ROOS (1964), LABOREL (1967) permet de reconnaître sur la pente externe récifale, la zonation suivante :

-- Zone inférieure à dominance de formes massives, surtout *Montastrea* (*M. annularis* aux Caraïbes, *M. cavernosa* au Brésil),

-- Zone intermédiaire (de 8 à 15 m. environ) à dominance d' *Acropora cervicornis* (forme branchue de grande taille),

-- Zone supérieure à dominance de *Millepora alcicornis*, de *Diploria spp* et d' *Acropora palmata*, lorsqu'il existe (ce dernier serait dans une certaine mesure l'équivalent du groupe *Acropora decipiens*, *A. danai* de l'Indo-Pacifique).

Il est à noter que, du fait des variations faunistiques locales importantes, cette zone supérieure est plus difficile à mettre en parallèle avec la zone la plus battue des pentes externes indopacifiques.

L'ENSEMBLE EPIRECIFAL

Paradoxalement, c'est sans doute dans l'ensemble Epirécifal que les comparaisons bionomiques entre les différents récifs sont les plus difficiles. Il est certain que les platiers récifaux présentent, dans les différentes régions, des variations considérables (platiers asséchants ou restant immergés, présence ou absence d'une levée détritique, d'une accumulation sableuse, d'une nappe d'eau résiduelle à basse mer, d'herbiers de Phanérogames, etc, ...).

Ces différences traduisent la prépondérance locale d'un ou d'un petit nombre de facteurs du milieu, en même temps qu'elles reflètent l'histoire géologique récente des formations coralliennes considérées.

L'existence d'un platier interne à formations construites paraît fréquente : il existerait dans certains atolls des îles Marshall (WELLS , 1954), sur la Grande Barrière (STEPHENSON, 1931), aux Nouvelles Hébrides (BAKER, 1925), dans les Mascareignes (FAURE, 1973 b).

Dans la plupart des cas, ces formations construites de platier interne ne paraissent pas avoir, sauf à Rodrigue, une importance relative aussi grande qu'à Tuléar. C'est, par exemple, le cas des récifs du Nord Ouest de Madagascar où les formations construites de platier interne (PICHON, 1971, 1972 d) n'apparaissent que sous un aspect larvé, en petits îlots totalement enclavés dans un herbier de Phanérogames s'étendant jusqu'à la levée détritique.

La synthèse effectuée par WELLS (1954) à propos des récifs du Pacifique, et les données plus récentes de ROSEN (1971a), FAURE (1973b) PICHON (1964, 1971, 1972 d) concernant l'Océan Indien, montrent que les peuplements des platiers présentent un fond faunistique identique avec une dominance d'*Acropora palifera*, de *Porites* (*P.somaliensis*, *P. lutea* et *P. andrewsi*) et d'*Heliopora coerulea* (ce dernier n'existant pas à Madagascar).

D'une façon plus générale, la distribution des peuplements de Scléroractiniaires sur les platiers récifaux obéit à la loi de correspondance entre les conditions de mode et les formes de croissance (c'est-à-dire les espèces dominantes).

C'est ainsi que des modes les plus battus vers les modes les moins battus, on observe, dans l'ensemble Epirécifal :

- Une zone où prédominent les formes à grandes colonies branchues (*Acropora pharaonis* ou *Acropora formosa*), correspondant sur le platier, à l'"*Acropora* assemblage" de ROSEN ;

- Une zone où prédominent les formes à colonies massives (*Porites*, *Heliopora*) correspondant au "*Porites* assemblage" de ROSEN.

Cette succession est particulièrement évidente sur les platiers de récifs encore à l'état juvénile (tels que le récif sud-Ifaty). Dans les formations parvenues à maturité, et en particulier lorsqu'il existe une retenue d'eau épirécifale, ce schéma peut être particulièrement masqué par la prolifération de colonies de formes diverses, digitées, cespiteuses et surtout lamellaires, s'intercalant entre la zone à colonies branchues et la zone à colonies massives. Il ne s'agit en fait, que d'une modification *physionomique* superficielle, qui n'altère pas le principe de l'universalité (à l'échelle indopacifique du moins) du schéma ci-dessus proposé.

Les comparaisons avec les peuplements épirécifaux de la province atlantique se heurtent à deux obstacles majeurs :

- D'une part, les platiers récifaux y sont, dans l'ensemble très étroits et très pauvres en Scléractiniaires ;
- D'autre part, ils n'émergent jamais (Brésil) ou seulement très exceptionnellement (Caraïbes). L'absence d'espèces capables de résister à un certain degré d'exondation est sans doute une conséquence de la pauvreté en espèces de la faune atlantique de Scléractiniaires : il y a là une niche écologique qui paraît demeurer vide.

L'ENSEMBLE POSTRECIFAL

Dans les formations construites de l'ensemble Postrécifal (pente récifale interne, pâtés coralliens, pinacles, récifs de lagon), la zonation apparaît, en général, de façon moins nette que sur la pente externe.

Le fond faunistique semble cependant très homogène, dans toute la province indopacifique. Du fait de l'existence de modes plus calmes dans les lagons que sur l'extérieur, on observe, en général, une remontée des zones de peuplements liés au mode (du fait de la disparition de la zone supérieure -"*Pocillopora* assemblage"- caractérisant les modes battus).

- Les peuplements à dominance de formes branchues (*Acropora pharaonis* ou *Acropora formosa*) occupent le rebord des tombants et la partie supérieure des pentes, où elles sont accompagnées par des formes tabulaires (*Acropora hyacinthus*).

- Les peuplements à dominance de formes massives (*Porites*, *Diplastrea*) existent sur les pentes de mode calme à des profondeurs plus faibles que sur la pente externe.

Ces considérations qui valent pour les lagons d'atolls et de récifs barrière de l'Indopacifique s'appliquent également aux récifs coralliens atlantiques.

C'est ainsi que GOREAU (1959) et LABOREL (1967) mentionnent la remontée, à faible profondeur, dans les lagons, des espèces massives (*Montastrea cavernosa*, *M. annularis*) existant plus profondément sur la pente externe.

Ces auteurs insistent également sur une caractéristique des peuplements des pentes de mode calme que nous avons nous-même soulignée à Tuléar : la richesse de la faune de Scléractiniaires.

En conclusion, malgré des différences morphologiques et bionomiques en apparence considérables, on peut définir pour les peuplements à dominance d'Anthozoaires des mers tropicales un schéma de zonation, valable à l'échelle mondiale, admettant les bases suivantes :

A - Peuplements subrécifaux (*Circolittoraux*)

- ... Dominance d'Agariciidae (et Pectiniidae dans l'Indopacifique)
- ... Activité constructrice très faible ou nulle
- ... Importance de la faune de Spongiaires.

B - Edifices récifaux (*Infralittoraux*)

+ Forte activité constructrice des Scléractiniaires et Corallinacées,

+ A partir du front récifal (crête algale lorsqu'elle existe), succession verticale (Ensemble Frontorécifal, Ensemble Postrécifal) et horizontale (Ensemble Epirécifal) des zones suivantes :

1) Zone à dominance de formes encroûtantes, à digitations courtes (présente seulement dans l'Ensemble Frontorécifal),

2) Zone à dominance de grandes formes branchues (*Acropora pharaonis*, *A. cervicornis*),

3) Zone à dominance de formes massives (*Porites* spp., *Montastrea* spp)

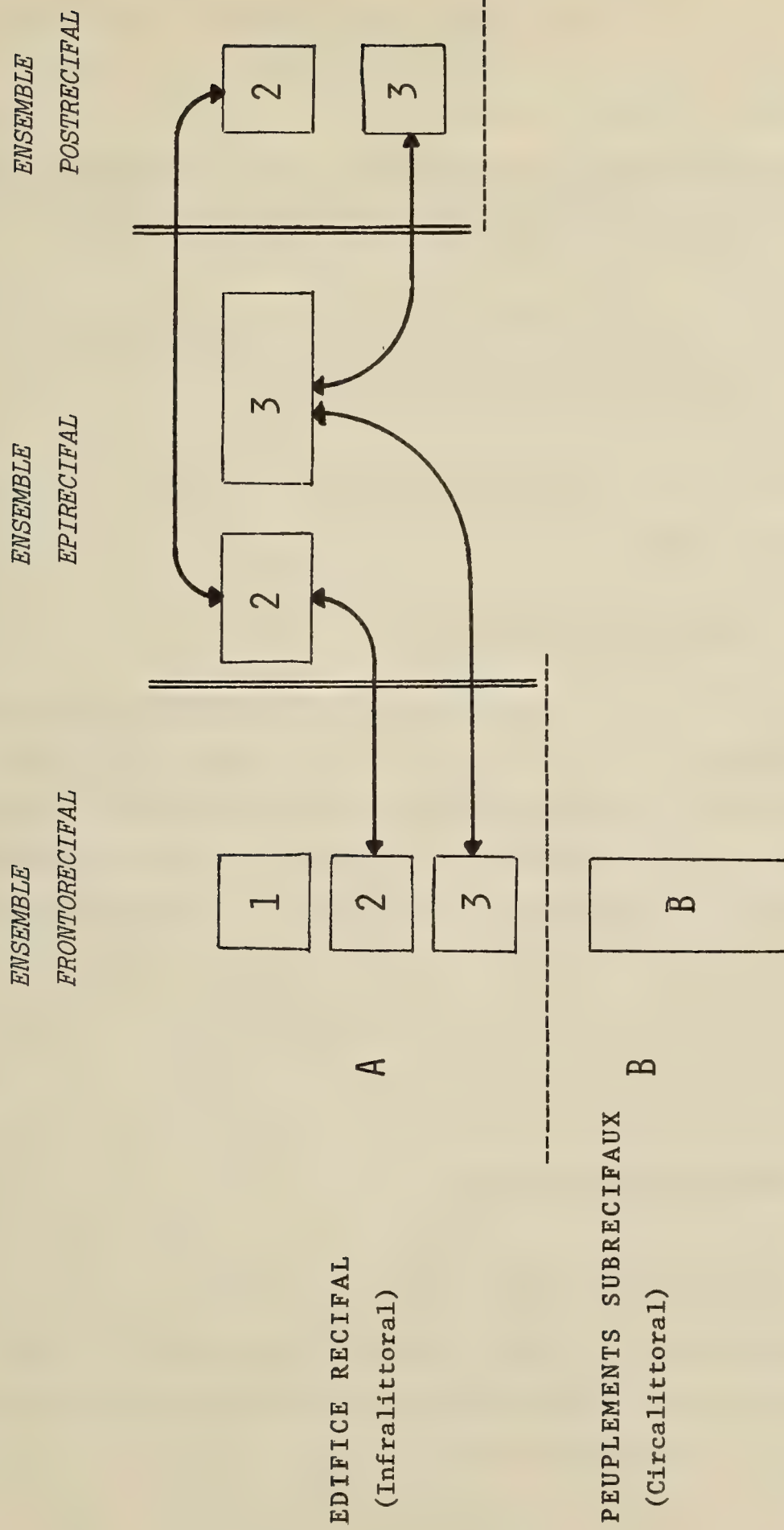


Schéma général de la zonation des peuplements à dominance d'Anthozoaires

RESUME DES CONCLUSIONS

A - CARACTERISTIQUES PHYSIOGRAPHIQUES ET MORPHOLOGIQUES ORIGINALES DES RECIFS CORALLIENS DE LA REGION DE TULEAR

L'étude des peuplements à dominance d'Anthozoaires, a montré que les formations coralliennes de Tuléar présentent un certain nombre de caractères physiographiques et morphologiques particuliers.

Ceux-ci sont une conséquence de l'histoire géologique récente de ces formations récifales, des conditions de milieu, et de leur degré propre d'évolution.

1) Histoire Géologique

Les récifs coralliens actuels existant le long de la côte sud-ouest de Madagascar, ont une histoire géologique très récente, entièrement holocène. Ces formations n'auraient commencé à se développer qu'après la fin de la période lavanonienne, et ne se seraient structurées (individualisation d'un platier sub-affleurant à basse mer) qu'au moment du maximum flandrien ou postérieurement à celui-ci.

Ces récifs se sont donc façonnés en fonction d'un niveau du plan d'eau très peu différent du niveau actuel.

2) Facteurs du milieu

Certains facteurs du milieu présentent, dans la région de Tuléar des caractéristiques qui sont rarement rencontrées en zone corallienne. Nous signalerons essentiellement le phénomène de marée, dont l'amplitude (3,2 m.) a de multiples conséquences, directes ou indirectes, sur les biotopes coralliens.

a) Exondation

L'importance des marnages provoque une exondation (qui peut durer près de deux heures) de la totalité des platiers récifaux pendant les basses mers de vives eaux. L'émersion est le principal facteur limitant la croissance verticale des Scléractiniaires, et donc de l'ensemble de la formation corallienne. Par ailleurs, aux effets propres de l'émersion s'ajoutent les effets dûs à des fortes variations de température : échauffement (pendant la basse mer diurne, en saison chaude), ou refroidissement (pendant la basse mer nocturne, en saison fraîche).

Ces variations sont d'autant plus importantes que le climat de la région de Tuléar est de type mégathermique. La plupart des espèces rencontrées sur les platiers exondables sont donc à la fois résistantes à la dessiccation et relativement eurythermes.

b) Courants de marées

Du fait de l'amplitude du marnage d'une part, et de la profondeur à la fois faible et très irrégulière des zones récifales d'autre part, les courants de marées sont en général très vifs, et constituent un système particulièrement complexe. Ils jouent un rôle majeur dans le transport, le tri et le dépôt des sédiments d'origine bioclastique.

L'abondance et la variété des dépôts sédimentaires est une des caractéristiques les plus remarquables des récifs du sud-ouest de Madagascar, et les courants de marées, plus encore que les houles, sont responsables de l'accumulation des sédiments sur toute la partie interne des édifices récifaux.

Par ailleurs, les éléments d'origine terrigène apportés par les fleuves (Fiherenana et Onilahy, pour la région de Tuléar) sont repris par les courants de marées et largement étalés dans les lagons et sur une partie des platiers. Ceci entraîne donc une véritable contamination des édifices récifaux, mais plus encore des lagons, par des sédiments d'origine terrigène, contamination dont les effets se font sentir sur la nature des peuplements. Par exemple, l'extension et la variété des herbiers de Phanérogames sont

une conséquence importante des intrusions terrigènes dans les milieux récifaux.

3) Types physiographiques

Si l'on excepte l'île à caye de Nosy-Vé, située juste au Sud de l'Onilahy, les formations coralliennes de la région de Tuléar appartiennent soit au type frangeant, soit au type barrière, mais bien entendu, on peut observer tous les stades intermédiaires entre formation frangeante et formation barrière.

Les récifs barrières, dont le front externe est proche du rebord précontinental, ne sont jamais très éloignés de la côte, en raison de l'étroitesse même du précontinent (quelques milles tout au plus).

Les lagons, étirés entre les récifs et la côte, prennent donc la forme allongée qui caractérise les "chenaux postrécifaux" (CLAUSADE & al. 1971). Ceux-ci conservent toujours une profondeur modérée, inférieure à 20 m. en général.

Les formations coralliennes de cette région présentent cependant des platiers que l'on pourrait qualifier d'anormalement larges : 2 000 m. en moyenne, pour le Grand Récif de Tuléar, par exemple.

Bien peu de récifs indopacifiques ont des platiers atteignant un tel degré de développement. Dans la plupart des cas, en effet, leur largeur ne dépasse pas 1000 m. (Mururoa : 600 m., Bikini 1000 m., Yonge Reef : 900 m, Diego Garcia 800 m). Par contre, les platiers de Mayotte (Comores) avoisinent 1 800 m. Cette particularité des récifs du sud ouest de Madagascar a été signalée par BATTISTINI (1959, p. 342) qui l'explique par un recul rapide de la ligne de rivage le long de la plaine côtière basse, permettant l'étalement des matériaux détritiques par la grande houle de Sud-Ouest.

4) Morphologie

D'un point de vue morphologique, on doit distinguer deux formations très différentes :

- La dalle corallienne d'une part, située dans la partie plus profonde de la pente externe et que l'on pourrait être tenté de comparer à la "terrasse des 20 m." observée dans plusieurs atolls du Pacifique. En fait, elle diffère profondément, tant par sa morphologie que par son peuplement.

- L'édifice récifal proprement dit, d'autre part. Cet édifice récifal présente sur sa partie externe (zone éperons-sillons) un réseau de tunnels et de boyaux obscurs, creusés au sein de la formation corallienne sous le platier externe, et s'ouvrant sur l'extérieur à quelques mètres de profondeur. Ce réseau de cavités frontorécifales paraît exister dans certains autres récifs, mais il n'a été que rarement mentionné, et les auteurs qui l'ont observé ne semblent pas en avoir apprécié l'importance. On doit signaler que ce réseau de cavités n'est bien développé, ainsi que le montre l'exemple de Tuléar, que dans les structures récifales récentes (ou même inachevées) qui présentent généralement un aspect de progression rapide (grande importance des phénomènes de bioconstruction).

Sur les platiers des récifs parvenus à maturité, deux éléments morphologiques prennent un développement considérable ; ce sont la levée détritique, d'une part, et l'accumulation sableuse d'autre part, l'un et l'autre de ces deux éléments constituant une ligne de reliefs qui, à marée descendante, émerge largement avant le reste du platier. Les levées détritiques des récifs du sud-ouest de Madagascar sont des levées à alimentation régulière (par opposition aux levées de tempêtes ou de cyclones, fréquentes sur de nombreux récifs, et dont l'alimentation présente un caractère essentiellement occasionnel). Elles peuvent se présenter soit sous l'aspect d'une juxtaposition d'une série de dômes détritiques, étirés perpendiculairement au front des récifs, soit sous forme de remparts détritiques plus ou moins continus.

L'accumulation sableuse s'étale sur toute la moitié interne des platiers récifaux. Sauf dans ses parties les plus hautes, elle est couverte d'herbiers de Phanérogames marines diverses qui jouent un rôle important dans la stabilisation et la fixation des sédiments.

La présence quasi constante dans les récifs de la région de Tuléar de levées détritiques d'une part, et d'une accumulation sableuse d'autre part, entraîne entre ces deux lignes de reliefs, l'existence, à basse mer, d'une nappe d'eau résiduelle épirécifale favorable à une installation secondaire de formations construites à base de Scléractiniaires.

Localement, ces formations construites peuvent être en totalité ou en partie remplacées par une dépression médiane qui est à considérer, dans la plupart des cas, comme l'équivalent de l'"inner moat" des auteurs de langue anglaise.

Signalons qu'il existe aussi, en avant de la levée déritique, entre celle-ci et la plateforme supérieure des éperons, une dépression ou ensellement externe. Aux basses mers de vives eaux, cet ensellement externe reste occupé, lui aussi, par une nappe d'eau résiduelle qui correspond en partie à l'"outer moat" des auteurs anglo-saxons. L'ensellement externe n'est pas un élément constant des récifs coralliens de la région de Tuléar, il est fréquemment mal individualisé, et en de nombreux endroits, il fait même totalement défaut.

B - EVOLUTION DES PEUPLEMENTS RECIFAUX

L'étude bionomique des formations coralliennes de la région de Tuléar a montré que les récifs se présentent sous divers aspects correspondant à des stades différents d'un même processus d'évolution bionomique.

- Les stades jeunes sont caractérisés par l'existence d'une zonation continue de Scléractiniaires sur le platier, depuis le large vers le lagon. Cette zonation satisfait clairement à la règle de la succession des formes de croissance en fonction de la diminution de l'agitation (formes digitées, formes branchues, formes massives). Les récifs à l'état juvénile sont également caractérisés par l'activité des organismes bioconstructeurs et, sur les platiers, par la quasi-absence des dépôts sédimentaires, qui elle-même entraîne la faible extension des herbiers de Phanérogames épirécifaux.

- Les récifs parvenus à maturité montrent un état d'équilibre stable dans lequel les organismes bioconstructeurs et les dépôts de sédiments présentent une importance équivalente. Ces dépôts de sédiments conditionnent l'existence d'une retenue d'eau épirécifale, qui est à l'origine des formations construites du platier interne, celles-ci représentent une implantation secondaire de Scléractiniaires au sein de l'édifice récifal. Le développement de sédiments fins épirécifaux permet par ailleurs l'implantation de Phanérogames marines.

- Les aspects de dégradation sont provoqués par la prépondérance locale d'un facteur édaphique et essentiellement par l'action des facteurs hydrodynamiques, intervenant soit seuls (transit de masses d'eau, courants de jaillissements et de déversoirs, agitation de la mer) soit en tant qu'agents de transport et de dépôt de sédiments (déversoirs divers, platiers ensablés).

- Dans tous les cas, on observe une nette réduction de l'importance des Scléractiniaires, qui peuvent même disparaître complètement dans les stades les plus dégradés. Ils sont en général remplacés soit par d'autres Cnidaire (Millepores, Alcyonaires, Zoanthaires) soit par des Metaphytes.

C - PRINCIPAUX RESULTATS BIONOMIQUES

L'étude comparative des peuplements à dominance d'Anthozoaires de la région de Tuléar, montre que ceux-ci se répartissent dans deux biocoenoses distinctes : *biocoenose récifale* et *biocoenose subrécifale* (ou *corallienne*).

1 - La biocoenose récifale

La biocoenose récifale est située dans l'étage Infralittoral, et elle s'étend dans les ensembles Frontorécifal, Epirécifal et Postrécifal. Elle est fondamentalement composée d'organismes photophiles (Scléractiniaires et Algues Corallinacées principalement), possédant une forte capacité de production de calcaire, ce qui entraîne un exhaussement important du substrat.

Cette biocoenose récifale, qui a envahi la totalité de l'espace infralittoral présentant des conditions favorables de milieu représente le *climax* de l'étage infralittoral dans les mers tropicales.

Elle apparaît sous une série d'aspects qui sont en fait des "états de surface", au voisinage des limites de l'étage Infralittoral. Ces aspects ne sont que des faciès périphériques liés à l'action de facteurs édaphiques (mode principalement, sédimentation accessoirement) agissant en tant que facteurs limitant le développement de la biocoenose.

2 - La biocoenose subrécifale

La biocoenose subrécifale ou corallienne est située dans l'étage Circalittoral et dans l'ensemble Frontorécifal. Elle est composée essentiellement d'Algues molles, de Spongiaires, d'Hydriaires, de Gorgonaires, de Scléractiniaires et d'Antipathaires, lesquels pour la plupart sont à considérer comme hemisciaphiles.

L'influence du facteur lumière se traduit par l'existence de trois aspects (horizons) se succédant bathymétriquement.

La biocoenose subrécifale se caractérise :

- Par la très faible activité constructrice des organismes sécréteurs de calcaire,

- Par l'importance considérable prise par les peuplements des Spongiaires.

Elle ne représente donc pas l'équivalent tropical de la biocoenose coralligène méditerranéenne. Elle se compare davantage à certains types de peuplements "précoralligènes" de méditerranée orientale ou au peuplement de certains fonds rocheux de l'entrée de la Manche (L. CABIOCH, communication personnelle), lesquels ne seraient d'ailleurs qu'un coralligène appauvri et privé de ses organismes constructeurs.

3 - Comparaisons bionomiques

Les formations récifales ou coralliennes indopacifiques présentent entre elles et avec leurs équivalents atlantiques (Caraïbes et Brésil) des différences physiologiques considérables. Cependant, les grands principes de la zonation des peuplements à dominance d'Anthozoaires que nous avons mis en évidence à Tuléar paraissent devoir être valables à l'échelle mondiale. On peut ainsi proposer un schéma bionomique général de ces peuplements, schéma dont les bases sont les suivantes :

A - Peuplements subrécifaux (*circalittoraux*)

- + dominance d'Agariciidae (et Pectiniidae dans l'Indopacifique)
- + Activité constructrice très faible ou nulle
- + Importance de la faune de Spongiaires

B - Peuplement des édifices récifaux (*Infralittoraux*)

- + Forte activité constructrice (principalement des Scléractiniaires et des Corallinacées),
- + A partir du front récifal (de la crête algale lorsqu'elle existe) succession verticale sur les pentes et horizontale sur le platier, des zones suivantes :
 - 1 - Zone à dominance de formes encroûtantes ou à digitations courtes et épaisses,
 - 2 - Zone à dominance de formes branchues (*Acropora pharaonis*, *A. formosa* dans l'indopacifique, *A. cervicornis* dans l'atlantique).
 - 3 - Zone à dominance de formes massives (*Porites* spp., *Montastrea* spp.).

Bien entendu, en l'absence de données quantitatives numériques suffisantes, on ne peut actuellement affirmer que les peuplements correspondants à ceux qui ont été définis à Tuléar sont aussi de véritables biocoenoses, bien que cela soit fort probable.

Il y a là un champ de recherche à peine exploré et nous espérons que les résultats de nos travaux pourront servir de point de départ aux études qui demeurent à entreprendre dans ce domaine.

BIBLIOGRAPHIE

La liste de références bibliographiques présentée ci-après ne renferme qu'une sélection des principaux ouvrages consultés, à l'exclusion des publications traitant uniquement de taxonomie des Scléractiniaires.

- ABE N. 1937 - Ecological survey of Iwayama Bay, Palao.
Palao Trop. Biol. Station Stud., (2), 217-324.
- ABE N., EGUCHI M. & HIRO F. 1937 - Preliminary survey of the coral reefs of Iwayama Bay, Palao.
Palao Trop. Biol. Station Stud., (1), 17-35.
- ADAMS R.D. 1968 - The leeward reefs of St Vincent, West Indies.
Journ. Geol., 76, 5, 587-595.
- AGASSIZ A. 1899 - The Fidji Islands and coral reefs.
Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, 33, 1-167.
- AGASSIZ A. 1903 - The coral reefs of the Maldives.
Mem. Mus. comp. Zool. Harvard, 29, 1-168, 82 pl.
- ALLOITEAU J. 1957 - Prolégomènes à une monographie des Madréporaires de Madagascar.
C.C.T.A. Géologie. C.R. Conférence Tananarive, 2, *Serv. Géol. Madagascar*, 367-371.
- ANDREWS C.W. 1900 - A monograph of Christmas Islands (Indian Ocean) physical features and geology, with descriptions of the fauna and flora by numerous contributors.
London : Trustees of the British Mus (Nat. Hist).
- ANTONIUS A. 1972 - Occurrence and distribution of stony corals (Anthozoa and Hydrozoa) in the vicinity of Santa Marta, Colombia.
Mitt. Inst. Colombo. Aleman. Invest. Cient. 6, 89-103.
- AUBERT DE LA RUE 1964 - Remarques sur les atolls de l'Archipel des Tuamotu (Polynésie française).
Bull. Soc. vaud. Sci. Nat., 68, (9), 409-426.
- AVIAS J. 1959 - Les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie et quelques uns de leurs problèmes.
Bull. Soc. Géol. France, 7 ème sér., I, 4, 424-430.
- BAKER J.R. 1925 - A coral reef in the New Hebrides.
Proc. Zool. Soc. London, 1007-1019.
- BANNER A.M. & BAILEY J.M. 1970 - The effect of urban pollution upon a coral reef system. A preliminary report.
Hawaii Inst. Mar. Biol. Technical Rept, 25.
- BARNES D.J. 1970 - Coral skeletons : an explanation of their growth and structure.
Science, 170, (3964), 1305-1308.
- BARNES D.J., BELLAMY D.J., JONES D.J., WHITTON B.A., DREW E.A. & LYTHGOE J. 1970 - Sublittoral reef phenomena of Aldabra. *Nature, London*, 225, 268-269.

- BARNES D.J., BELLAMY D.J., JONES D.J., WHITTON B.A., DREW E.A.,
KENYON L., LYTHGOE J.N. & ROSEN B.R. 1971 - Morphology
and ecology of the reef front of Aldabra.
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean
coral reefs. Sympos. Zool. Soc. London, 28, 87-116.*
- BATTISTINI R. 1957 - Note préliminaire sur le niveau marin de 3 m. et
les séries dunaires de l'extrême Sud de Madagascar.
Bull. Soc. Géol. France, 6 ème sér., VII, fasc.1-3, 83-90.
- BATTISTINI R. 1958 - Note sur l'existence d'encoches fossiles de
corrosion marine dans la baie des Galions (extrême Sud
de Madagascar), et sur les variations récentes du niveau
de la mer.
Mem. Inst. Sci. Madagascar, F, II, 79-87.
- BATTISTINI R. 1959 a - Observations sur les récifs coralliens du
Sud Ouest de Madagascar.
Bull. Soc. Géol. France, 7 ème sér., I, 4, 341-346.
- BATTISTINI R. 1959 b - Quelques aspects de la morphologie du littoral
Mikea (côte Sud Ouest de Madagascar).
Bull. inf. C.O.E.C., XII, (8)
- BATTISTINI R. 1959 c - Définition du Tatsimien dans le Quaternaire
littoral de l'extrême Sud de Madagascar.
C.R. somm. Soc. Géol. France, fasc. 2(16 fev 1959), 43-45.
- BATTISTINI R. 1960 a - Description géomorphologique de Nosy Bé, du
delta du Sambirano et de la baie d'Ampasindava.
Mém. I.R.S.M. sér. F, III, 121-343.
- BATTISTINI R. 1960 b - Quelques aspects de la morphologie du littoral
Mikea (côte Sud Ouest de Madagascar).
Cahiers Océanogr., XII, (8), 548-571.
- BATTISTINI R. 1963 - L'âge absolu de l'encoche de corrosion marine
flandrienne de 1-1,3 m. de la baie des Galions (extrême
Sud de Madagascar).
C.R. Somm. Soc. Géol. France, (1), 16-17.
- BATTISTINI R. 1964a- Etude géomorphologique de l'extrême Sud de Mada-
gascar.
Ed. Cujas, Paris, (448-483).
- BATTISTINI R. 1964 b - Note préliminaire sur le quaternaire littoral de
l'extrême Nord de Madagascar.
C.R. Sem. Géol. Tananarive, 9-12.
- BATTISTINI R. 1965 - Une datation au radiocarbone des œufs des derniers
Aepyornis de l'extrême Nord de Madagascar.
C.R. Somm. Soc. Géol. France, (6 déc. 1965), 309.

- BATTISTINI R. 1966 - Un essai de datation par la méthode du radiocarbone du Lavanonien (dépôt du dernier "pluvial" de l'extrême Sud de Madagascar).
C.R. Somm. Soc. Géol. France, 8, (7 nov. 1966), 281.
- BATTISTINI R. 1968 - Sur l'inexistence de hauts stationnements marins quaternaires.
C.R. Somm. Soc. Géol. France, 2, (fev. 1968), 46-48.
- BATTISTINI R. 1970a -Etat des connaissances sur la géomorphologie de l'île Maurice.
Rev. Géogr. Madagascar, 17, 63-117.
- BATTISTINI R. 1970 b - Deux datations absolues du Haut-Flandrien de Fenerive Est (côte orientale de Madagascar).
Rev. Géogr. Madagascar, 16, 159-161.
- BATTISTINI R. 1970 c - Etat des connaissances sur les variations du niveau marin à Madagascar, depuis 10 000 ans.
C.R. Sem. Géol. Madagascar, 13-15.
- BATTISTINI R. 1970 d - Les relations entre rivages et plateforme continentale à Madagascar, Océan Indien.
Quaternaria, XII, 129-136.
- BATTISTINI R. 1972 - L'hypothèse de l'absence de hauts stationnements marins quaternaires : Essai d'application à Madagascar et au Sud Ouest de l'Océan Indien.
Bull. Assoc. française Etude Quaternaire, (2), 75-81.
- BELLAMY D.J., DREW E.A., JONES D.J. & LYTHGOE J. 1969 - A preliminary report of the work of Phase VI of the Royal Society Expedition.
Underwater Assoc. Rep., 100-104.
- BIEWALD D. 1964 - Die Ansatztiefe der rezenten Korallenriffe im Indischen Ocean.
Z. Geomorph. (N.F.), 8, 351-361.
- BONIFAY E. & MARS P. 1959 - Le Tyrrhénien dans le cadre de la chronologie quaternaire méditerranéenne.
Bull. Soc. Géol. France, sér. 7, 1, 62-78.
- BOOLOOTIAN 1963 - Biology of coral atolls.
Biol. Sci. curr. Stud., pamphlet n°10, 1-26.
- BOSCHMA H. 1923 - Über die Bildung der jungen Kolonien von *Goniopora stokesi* durch ungeschlechtliche Fortpflanzung.
Zool. Anz., 56, 284-287.

- BOUDOURESQUE C.F. 1970 - Recherches sur les concepts de biocoenose et de continuum au niveau de peuplements benthiques sciaphiles.
Vie et Milieu, sér. B (Océanogr.), XXI, (1-B), 103-136.
- BOUDOURESQUE C.F. & LUCK H.B. 1972 - Recherches de bionomie structurale au niveau d'un peuplement benthique sciaphile.
J. Exp. mar. Biol. Ecol., (8), 133-144.
- BOURNE G.C. 1888 - The atoll Diego Garcia and the coral formations in the Indian Ocean.
Proc. Roy. Soc. London, XLIII, pl. IV.
- BOUVIER E.L. 1895 - Le commensalisme de certains polypes Madréporaires.
Ann. Sci. Nat. Paris, (20), 1-32.
- BRAITHWAITE C.J. .R. 1971 - Seychelles reefs : Structure and development.
in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 39-64.
- BRAITHWAITE C.J.R. 1971 - Aldabra, late Pleistocene history of "reef" development.
Abst. 8th Internat. Sedimentol. Congr. Heidelberg, Aug. Sept. 71, 12.
- BRANDER K.M., Mc LEOD A.A.Q.R. & HUMPHREYS W.F. 1971 - Comparison of species diversity and ecology of reef living Invertebrates on Aldabra atoll and at Watamu, Kenya.
in : STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 397-432.
- BRAXMEYER G. & DARDENNE M. 1957 - Rapport du sondage T.J. 1 bis.
Doc. Moneo. Soc. Pétroles Madagascar.
- BULLOCH D.K. 1972 - Diving in Bermuda and Bermudan corals.
Underwat. Nat., 7, (3), 14-21.
- CAMPOS R.A. 1972 - Contribution to the study of corals (Coelenterata) in the Mochima Bay, State of Sucre.
Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat., 29, (122/128), 545-582.
- CATALA-STUCKI R. 1970 - Longévit  d'organismes marins   l'aquarium de Noum  a.
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2   me s  r., 42, 6, 1311-1314.
- CEBULSKI D.E. 1969 - Foraminiferal populations and faunas in Barrier Reef Tract and lagoon, British Honduras.
Amer. Assoc. Petrol. Geol., 11, 311-328.
- CHAVE K.E., SMITH S.V. & ROY K.J. 1972 - Carbonate production by coral reefs.
Mar. Geology, 12, (2), 123-140.

- CHEVALIER J.P., DENIZOT M., MOUGIN J.L., PLESSIS Y. & SALVAT B. 1969-
Etude géomorphologique et bionomique de l'atoll de
Mururoa (Tuamotu).
Cahiers du Pacifique, 12, 1-144, pl. I-XXIV.
- CHERBONNIER G. 1970 - *Pseudocolochinus bicolor* n. sp., nouvelle
holothurie dendrochirote de Madagascar.
Bull. Mus. nat. Hist. Nat., 2^{nde} sér., 42 (2), 424-427.
- CHUANG SHOU-HWA 1966 - The bathymetric distribution of the Madrepora-
ria (stony corals) of the fringing reefs near Singapore.
Proc. 11 th Pacific Sci. Congress, 5-7, 264.
- CLAPP R.B. 1972 - The natural history of Gardner Pinnacles, North-
western Hawaiian islands.
Atoll Research Bull., 163, 1-25.
- CLARE P. 1971 - The struggle for the Great Barrier Reef.
London & Sydney : Collins. 1-244.
- CLAUSADE M., GRAVIER N., PICARD J., PICHON M., ROMAN M.L., THOMASSIN B.,
VASSEUR P., VIVIEN M., WEYDERT P. 1971 - Morphologie
des récifs coralliens de la région de Tuléar (Madagas-
car) : Eléments de terminologie récifale.
Tethys, suppl. 2, 1-76.
- CLIFTON H.E. 1973 - Role of reef fauna in sediment transport and
distribution. Studies from Tektite I & Tektite II.
Helgolander Wissensch. Meeresuntersuchungen, 24, (1-4),
91-101.
- CLIQUET P.L. 1957 - La tectonique profonde du bassin de Morondava.
2 ème Réunion géol. C.C.T.A. Tananarive, 199-218.
- CLOUD P.E.Jr 1959- Geology of Saipan, Mariana islands. Pt 4 :
Submarine topography and shoal water ecology.
U.S. Geol. Survey Prof. Papers, 280 K, 361-441.
- COLLIGNON M. 1959 - Calcaires à polypiers, récifs et atolls du Sud
de Madagascar.
Bull. Soc. Géol. France, 7 ème sér., I, 4, 403-408.
- COOKSEY K.E. & COOKSEY B. 1972 - Turnaer of photosynthetically fixed
carbon in reef corals.
Mar. Biol., 15, (4), 289-292.
- COUTIERE H. 1898 - Observations sur quelques animaux des récifs
madréporiques de Djibouti.
Bull. Mus. Hist. Nat., IV, 38-41, 87-90, 155-157.

- CROSSLAND C. 1907 - Reports on the marine biology of the sudanese Red Sea. II : Narrative of the Expedition.
Journ. Linn. Soc., Zool., XXXI, 203.
- CROSSLAND C. 1928 - The coral reefs of Tahiti, Moorea and Rarotonga.
Journ. Linn. Soc. London, Zool., XXXVI, 577-620, pl.35-39
- CROSSLAND C. 1931a- The coral reefs of Tahiti compared with the Great Barrier Reef.
Geogr. Journ. London, 77, 395-396.
- CROSSLAND C. 1931 b - The reduced bulding power and others variations in the Astraeans corals of Tahiti, with note on *Herpetholitha limax* and *Fungia* spp.
Proc. Zool. Soc. London, 351-392, pl. I-XXII.
- CROSSLAND C. 1935 a - Corals fauna of the Red Sea and Tahiti.
Proc. Zool. Soc. London, 499-504, 3pl.
- CROSSLAND C. 1935 b - Reports on the preliminary Expedition for the exploration of the Red Sea. III :Some coral formations.
Publ. Mar. Biol. Stat. Ghardaqa, 1, 21-36.
- CROSSLAND C. 1938 - Coral reefs at Ghardaqa, Red Sea.
Proc. Zool. Soc. London, 108, 513-523.
- CROSSLAND C. 1939 - Further notes on the Tahitian barrier reefs and lagoons.
Journ. Linn. Soc. London, Zool., XL, 459-474, pl.XII-XIII
- CURRAY J.R., SHEPARD F.D. & VEEM H.M. - 1970- Late quaternary sea level studies in Micronesia CARMARSEL exp.
Bull. Geol. Soc. Amer., 81, 1865-1880.
Scripps Contribution n° 2781.
- DANIEL J., DUPONT J. & JOUANNIC C. 1971 - Les sédiments récents et actuels de la marge continentale du Nord Ouest de Madagascar.
Abstr. 8 th Internat. Sedimentol. Congr. Heidelberg, Aug. Sept. 71, 20.
- DAKIN W.J. 1950 - The Great Barrier Reef.
Angus & Robertson, London, 372 p.
- DARDENNE P. 1957 - Microfacies et microfaunes dans la partie Sud du bassin de Morondava.
C.C.T.A. Géol., C.R. Conf. Tananarive, II, Serv. géol. Madagascar, 375-396.
- DART J.K.G. 1972 - Echinoids, algal lawn and coral recolonization.
Nature, London, 239, (5366), 50-51.

- DECARY R. 1946 - Animaux de Madagascar.
Ann. Mus. Col. Marseille, (6), 4, 197-222.
- DENIZOT M. 1969 - Mesure de la lumière sous-marine.
Bull. Soc. Phycol. France, 13-14, 40-43.
- DOMM S.B. 1971 - The uninhabited cays of the Capricorn Group, Great Barrier Reef, Australia.
Atoll Research Bull. 142, 1-27.
- DONQUE G. 1972 - The climatology of Madagascar.
in : Biogeography and ecology in Madagascar (BATTISTINI R. & RICHARD-VINDARD G., Ed.); 87-144.
- DOTY M.S. & MORRISON J.P.E. 1954 - Interrelationship of the organisms on Raroia, aside from man.
Atoll Research Bull., 35,
- EDMONSON C.H. 1928 - The ecology of an Hawaiian coral reef.
Bull. Bernice P Bishop Mus., Honolulu, 45, 1-64.
- FAIRBRIDGE R.W. 1962 - World sea level and climatic changes.
Quaternaria, VI, 111-134.
- FARROW G.E. 1971 - Back reef and lagoonal environments of Aldabra atoll distinguished by their Crustacean burrows
in : STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean Coral Reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 455-500.
- FARROW G.E. & BRANDER K.M. 1971 - Tidal studies on Aldabra.
Phil. Trans. Roy. Soc., B, 260, 93-122.
- FAURE G. 1973 - Morphology and bionomy of the coral reef discontinuities in Rodriguez island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean).
Proc. 2 nd Internat. Symp. coral Reefs, Brisbane (sous presse).
- FAURE G. 1973 b - Etude comparative des récifs coralliens de l'Archipel des Mascareignes (Océan Indien).
Colloque Commerson, St Denis (La Réunion), Oct. 1973, 18 p., 5 pl. (sous presse).
- FAURE G. & MONTAGGIONI L. 1970 - Le récif corallien de Saint Pierre de la Réunion (Océan Indien): Géomorphologie et répartition des peuplements.
Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, Hors sér., suppl.10, 271-284.
- FAURE G. & MONTAGGIONI L. 1971 - Les récifs coralliens sous le vent de

l'île Maurice (Archipel des Mascareignes, Océan Indien):
morphologie et bionomie de la pente externe.
C.R. Acad. Sci. Paris, 273, 1914-1916.

- FAURE G. & MONTAGGIONI L. 1971 - The coral reefs of Rodriguez island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean) : Geomorphology and associated invertebrates communities.
Proc. Symp. Indian Ocean & adjacent Seas, Jan 1971, Cochín.
- FAUROT L. 1886 - Voyage au golfe de Tadjoura (Obock-Tadjoura-Goubbet-Kharab).
Rev. Afr. franç. 6pl.
- FAUROT L. 1888 - Une mission dans la Mer Rouge (île de Kamarane) et dans le golfe d'Aden (Aden et golfe de Tadjoura).
Arch. Zool. exp. et gen., 2 ème sér., IV, 117-133.
- FAUSTINO L.A. 1931 - Coral reefs of the Philippine island.
Philippine Journ. Sci., 44, 3, 291-307, 3pl.
- FEUSTEL H. 1965 - Anatomische Untersuchungen zum Problem der *Aspidosiphon Heterocyathus* symbiose.
Verhand. Deutschen Zool. Gesell., 131-143.
- FISHELSON L. 1971 - Ecology and distribution of the benthic fauna in the shallow waters of the Red Sea.
Marine Biol., 10, 2, 113-133.
- FISHELSON L. 1973 - Ecological and biological phenomena influencing coral species composition on the reef tables at Eilat (Gulf of Aqaba, Red Sea).
Marine Biol., 19, 183-196.
- FISCHER P.H. 1969 - Observations d'écologie littorale concernant une île de la région de Nha Trang (Viet Nam).
Journ. Conchylol., 107, (4), 144-146.
- FLACOURT E. de 1658 - Histoire de la Grande Isle de Madagascar.
Jean Henault, Paris, 114-170.
- FORBES H.O. 1879 - Notes on the Cocos or Kelling Islands.
Geogr., I, 1, 777-784.
- °
FORSKAL P. 1775 - Descriptiones Animalium Avium, Amphibiorum, Piscium, Insectorum, Vermium quae in Itinere Orientali observavit P. Forskål.
Hauniae, XXVIII-XXIX, 131-139.
- FOSBERG F.R. 1962 - Qualitative description of the coral atoll ecosystem.
Proc. 9 th Pacific Sci. Congr. Pacific Sci. Assoc. Bangkok, 1957, IV, 161-167.

- FRANZISKET L. 1964 - Die Stoffwechselintensität der Riffkorallen und ihre ökologische phylogenetische und soziologische Bedeutung.
Z. Vergl. Physiol., 42, (2), 91-113.
- FRANZISKET L. 1968 - Zur Ökologie der Fadenalgen im skelett lebender Riffkorallen (Filamentous algae in the skeleton of living corals).
Zool. Jb. Physiol., 74, (S), 246-253.
- FRANZISKET L. 1970 - The atrophy of hermatypic reef corals mountened in darkness and subsequent regeneration in light.
Int. Revue der Gesam. Hydrobiol., 55, (1), 1-12.
- FRICKE H.W. 1973 - Behaviour as part of ecological adaptation. In situ studies in the coral reef.
Helgolander Wissensch. Meeresuntersuchungen, 24, (1-4), 120-124.
- GARDINER J.S. 1903 - The Maldive and Laccadive groups, with notes on other coral formations in the Indian Ocean.
Fauna & Geogr. Maldive and Laccadive Archipelagoes, I, 146-183, 313-346, 376-423.
- GARDINER J.S. 1904 - The Turbinolid corals of South Africa.
Mar. Invest. South Africa Cape Town, III, 93-130.
- GARDINER J.S. 1931 - Coral reefs and atolls.
Mac Millan London, 181 p.
- GARDINER J.S. 1936 - The reefs of the western Indian Ocean.
I- Chagos archipelago
II- The Mascarene region
Trans. Linn. Soc. London, 2 nd ser., 19, 393-436.
- GARDINER J.S. 1939 - The ecology of solitary corals.
Sci. Rept. John Murray Exp. (1933-1934), 6, 5, B, 243-250.
- GARDINER J.S. & WAUGH P. 1939 - Madreporaria excluding Flabellidae et Turbinolidae.
Sci. Rept. John Murray Exp. (1933-1934), (6), 225-242.
- GASKELL T.F. 1964 - La limite des océans et la formation des atolls et des îles volcaniques.
B.P. Review (B.P. Belgium, Anvers), 13, *L'Océanogr.* 13-27.
- GAUDY R. 1973 - Les copépodes pélagiques de la région de Tuléar (Madagascar). I- L'environnement physique (Oct. 1963- Juin 1964)
Tethys suppl. 5, 117-132.
- GEAY F. ? 1909 - Rapport d'explorations aux régions Nord Est, Sud Sud Ouest, Sud et Sud Sud Est de Madagascar 1904-1907;
Paris, chez l'auteur, 1-109.

- GEISTER J. 1972 - Zur Ökologie und wuchsform der Säulenkoralle *Dendrogyra cylindricus* Ehrenberg.
Beobachtungen in den Riffen der Insel san Andres
(Koribisches Mer, Kolumbien).
Mitt. Inst. Colombo Alleman Invest. Cient., 6, 77-87.
- GEORGE V. 1955 - Quelques remarques concernant les côtes de Madagascar.
Bull. inform. C.O.E.C., VII, (10), 442-448.
- GIBBS P.E., STODDART D.R. & VEVERS H.G. 1971 - Coral reefs and associated communities in the Cook islands.
Bull. Roy. Soc. New Zealand, 8, 91-105.
- GIBSON-HILL C.A. 1950 - Papers on the fauna of the Cocos Keeling Islands.
Bull. Raffles Mus., 22, 1-298.
- GILLET K. & MAC NEILL F. 1959 - The Great Barrier Reef and adjacent isles.
Murray, Sydney, 1-209.
- GLEMAREC M. 1969 - Les peuplements benthiques du plateau continental Nord Gascogne.
Thèse Doc. Sci., Paris, C.N.R.S. 3422.
- GLYNN P.W. 1968 - Mass mortalities of echinoids and other reef flat organisms coincident with midday low water exposures in Puerto Rico.
Marine Biol., 1, (3), 226-243.
- GLYNN P.W. 1972 - Observations on the ecology of the caribbean and Pacific coasts of Panama.
Bull. Biol. Soc. Washington, 2, 13-30.
- GLYNN P.W. 1973 - Ecology of a caribbean coral reef. The *Porites* reef flat biotope. Pt 1 : Meteorology & Oceanography.
Marine Biol., 20, (4), 297-318.
- GLYNN P.W., STEWART R. & Mc COSKER J. 1972 - Pacific coral reefs of Panama : structure, distribution, and predators.
Geol. Rundschau, 61, 2, 483-519.
- GOREAU T.F. 1959 - The ecology of Jamaican coral reefs (Species composition and zonation).
Ecology, 40, (1), 67-90.
- GOREAU T.F. 1961 - The structure of the jamaican reef communities. Geological aspects.
Final Progr. Rept. Biol. branch. ONR Under Contact Nonr (G)-0003-60 (NR 104-556).

- GOREAU T.F. 1963 - Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reefs builders.
Ann. N.Y. Acad. Sci., 109, 127-167.
- GOREAU T.F. 1964 - Fore reef slope : structure, sediment, and community relationships.
Abstract Paper present. Geol. Soc. America, Annual Meeting.
- GOREAU T.F. 1969 - Post pleistocene urban renewal in reef corals.
Micronesica, 5, (2), 323-326.
- GOREAU T.F. & HARTMAN W.D. 1963 - Baring Sponges as controlling factors in the formation and maintenance of coral reefs.
Publ. Amer. Assoc. Advanc. Sci., 75, 25-54.
- GOREAU T.F. & HARTMAN W.D. 1966 - Sponge : effects on the form of reef coral.
Science, 151, 3708, 343-344.
- GOREAU T.F., LANG J.C., GRAHAM E.A. & GOREAU P.D. 1972 - Structure and ecology of the Saipan reefs in relation to predation by *Acanthaster planci* (L.).
Bull. Mar. Sci., 22, (1); 113-152.
- GOREAU T.F. & YONGE C.M. 1968 - Coral community on muddy sand.
Nature, 217, 5127, 421-423.
- GRANDIDIER G. 1905-1935 - Bibliographie de Madagascar.
Paris, Vol.1 : Comité de Madagascar, 1-905.
Vol.2 : Soc. Edit. géogr. maritimes et coloniales
760-1350.
- GRANDIDIER A. & G. 1903-1920 - Collections des ouvrages anciens concernant Madagascar.
Paris, Vol. 1-5 : Comité de Madagascar
Vol. 6-9 : Union coloniale.
- GRAVIER C. 1910 - Sur quelques particularités biologiques des récifs Madréporiques de la Baie de Tadjourah.
C.R. Ass. franç. Avanc. Sci., 39, 167-169.
- GRAVIER C. 1911 - Les récifs de coraux et les Madréporaires de la baie de Tadjoura. (Golfe d'Aden).
Ann. Inst. Océanogr., II, 3, 1-101, pl. I-XII.
- GRAVIER C. 1910 - Sur le rôle des Algues calcaires dans les récifs coralliens.
C.R. Assoc. franç. Avanc. Sci., 38, 702-703.

- GRAVIER N. 1970 - Etude des Hydraïres epiphytes des Phanérogames marines de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 10*, 111-162.
- GRAVIER N., HARME LIN J.G., PICHON M., THOMASSIN B., VASSEUR P. & WEYDERT P. 1971 - Les récifs coralliens de la région de Tuléar : Morphologie et bionomie de la pente externe. *C.R. Acad. Sci. Paris, D*, 270, 1130-1131.
- GUERIN-ANCEY O. 1970 - Etude des intrusions terrigènes fluviatiles dans les complexes récifaux : Délimitation et dynamique des peuplements des vases et sables vaseux du chenal postrécifal de Tuléar. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 10*, 3-46.
- GUILCHER A. 1954 - Les récifs coralliens du Nord Ouest de Madagascar. Note préliminaire. *Bull. Assoc. Géogr. franç.*, 147-156.
- GUILCHER A. 1956 - Etude géomorphologique des récifs coralliens du Nord Ouest de Madagascar. *Ann. Inst. Océanogr.*, XXXIII, 2, 1-136, pl. 1-8.
- GUILCHER A. 1958 - Mise au point sur la géomorphologie des récifs coralliens de Madagascar et dépendances. *Mem. Inst. Sci. Madagascar, sér. F, II*, 89-115.
- GUILCHER A. 1959 - Les récifs coralliens à petits lagons multiples de la baie de Ramanetaka (côte Nord Ouest de Madagascar). *Bull. Soc. Géol. France, 7 ème sér., I, 4*, 337-340.
- GUILCHER A. 1964 - Recherches sur les récifs coralliens et leurs lagons dans les Océans Indien et Pacifique. *20 ème Congr. Internat. Géogr. Roy. Uni*, 75.
- GUILCHER A. 1965 - Coral reefs and lagoons of Mayotte island, Comoro Archipelago, Indian Ocean, and of New Caledonia, Pacific Ocean. in " Submarine geology and geophysics", edited by W.F. WHITTARD & R. BRADSHAW. *Proc. 17 th Symp. Colston Research Soc. Bristol*, 21-45.
- GUILCHER A. 1967 - Les îles Gilbert comparées aux Tuamotus. *J. Soc. Océanistes*, XXIII, 23, 101-113.
- GUILCHER A. 1968 - Transport de sédiments par-dessus les couronnes d'atolls et les récifs barrières dans le Pacifique Sud. (en russe). *Osnovnye Problemy Okeanologii. Inst. Okeanol. Akad. Nauk. SSSR, Moscou*, 242-250.

- GUILCHER A. 1969 a - Formation et caractères des atolls de l'Océan Pacifique.
Palais Découv. (Confér.) A, 347.
- GUILCHER A. 1969 b - Sedimentation and sediments in atoll, lagoons and behind barrier reefs in coral seas.
Symp. Lagunas Costeras, UNAM - UNESCO, 28-30, Mexico, 193-220.
- GUILCHER A. 1970 a - Quaternary events on the continental shelves of the world.
Inst. Geol. Sci. Rept. 70, 13, 31-46.
- GUILCHER A. 1970 b - Les variations relatives du niveau de la mer au quaternaire en Mélanésie et en Polynésie.
Quaternaria, XII, 137-143.
- GUILCHER A. 1971 - Mayotte Barrier Reef and Lagoon, Comoro islands, as compared with other Barrier reefs, atolls and lagoons in the world.
in : STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 65-86.
- GUILCHER A., BERTHOIS L., BATTISTINI R. & FOURMANOIR P. 1958 - Les récifs coralliens des îles Radama et de la baie Ramanetaka (côte Nord Ouest de Madagascar). Etude géomorphologique et sédimentologique.
Mém. Inst. Sci. Madagascar, sér. F, II, 117-199.
- GUILCHER A., BERTHOIS L., LE CALVEZ Y., BATTISTINI R. & CROSNIER A. 1965 - Les récifs coralliens et le lagon de l'île Mayotte (Archipel des Comores, Océan Indien). Géomorphologie, sédimentologie, hydrologie, Foraminifères.
Mém. ORSTOM, 11, 1-210, pl. 1-26.
- GUPPY H.B. 1899 - The Cocos Keeling islands.
Scott. geogr. Mag., 5, 281-297, 457-474, 569-588.
- HAECKEL E. 1876 - Arabische Korallen.
G. Reimer, Berlin, 1-49.
- HARTOG C. den 1971 - The dynamic aspect in the ecology of sea grass communities.
Thalassia Jugoslavica, 7, (1), 101-112.
- HERBERTS C. 1972 - Contribution à l'étude écologique de quelques zoanthaires tempérés et tropicaux.
Marine Biol., 13, (2), 127-136.
- HERRING P.J. 1972 - Observations on the distribution and feeding habits of some littoral echinoid from Zanzibar.
J. Nat. Hist., 6, (2), 169-175.

- HERVIEU J. 1968 - Contribution à l'étude de l'alluvionnement en milieu tropical.
Mem. ORSTOM, 24, 1-465.
- HIATT R.W. 1958 - Factors influencing the distribution of corals on the reefs of Arro atoll, Marshall islands.
Proc. 8 th Pac. Sci. Congress, Manila, 929-970.
- HOUTMAN C. 1598 - De erste Schep vaert gedaen van de Hollanders near ost Indien.
Amsterdam.
- HUBBARD J.A.E.B. 1972 - *Diaseris distorta*, an "acrobatic" coral.
Nature, 236, (5348), 457-459.
- HUBBARD J.A. & POCOCK Y.P. 1972 - Sediment rejection by recent scleractinian corals : a key to paleo-environmental reconstruction.
Geol. Rundschau, 61, 2, 598-626.
- HUNTSMAN G.R. & MAC INTYRE I.G. 1971 - Tropical coral patches in Onslow Bay.
Underwater Naturalist. Highlands, N.J., 7, (2), 32-34.
- JAKOVLEV N. 1913 - Quelques résultats des études les plus récentes des récifs coralliens de l'Océan Indien et de la Mer Rouge. (en Russe).
Izvest. Geol. Kom. 32, 251-269, 272-274.
- JAUBERT J. & VASSEUR P. 1973 - Essai d'interprétation de la répartition de certains peuplements sciaphiles du Grand Récif de Tuléar (Madagascar), à partir d'enregistrements des variations de l'éclairement.
C.R. Acad. Sci., 276, sér. D, 2059-2062.
- JOHANNES R.E. & al. 1972 - The metabolism of some coral reef communities A team study of nutrient and energy flux at Eniwetok.
Bioscience U.S.A., 22, (9), 541-543.
- JOHANNES R.E. & WIEBE W.J. 1970 - Method for determination of coral tissue biomass and composition.
Limnol. & Oceanogr., 15, (5), 822-824.
- JOUSSEAUME F. 1899 - La philosophie aux prises avec la Mer Rouge, le darwinisme et les trois règnes des corps organisés.
A. Maloine, Ed.
- KAMMERER A. 1949 - La découverte de Madagascar par les Portugais et la cartographie de l'île. (1500-1667).
Bol. Soc. Geogr. Lisboa, ser. 67 a, (9-10), 517-630.

- KEEN M. 1960 - Vermetid Gastropods and marine intertidal zonation.
The Veliger, III, (1), 2 p.
- KELLY M.G. & CONROD A. 1971 - Aerial photographic studies of shallow water benthic ecology.
in : Philip JOHNSON Ed : Remote sensing in Ecology.
Univ. Georgia Press, 173-184.
- KEMPF M. 1970 - Notes on the benthic bionomy of the N.N.E. Brazilian shelf.
Mar. Biol., (5), 213-224.
- KHAMALA C.P.N. 1971 - Ecology of *Echinometra mathaei* (Echinoidea, Echinodermata) at Diani Beach, Kenya.
Mar. Biol., 11, (2), 167-172.
- KIRTLEY D.W. 1968 - The reef builders.
Natural Hist., 77, 1, 40-45.
- KISSLING D.L. 1965 - Coral distribution on a shoal in Spanish harbor Florida keys.
Bull. Mar. Sci. (U.S.A.), 15, 3, 599-611.
- KLAUSEWITZ W. 1966 - Lebende Korallen im Aquarium.
Die Aquarien und Terrarien Zeitchrift (Datz), 19, (1), 16-18
- KOHN A.J. 1961 - The biology of atolls.
Bios, 32, (3), 113-126.
- KOHN A.J. 1964 - Notes on Indian Ocean atolls visited by the Yale-Seychelles Expedition.
Atoll Research Bull., 101, 1-12, 1 pl.
- KOHN A.J. 1967 - Environmental complexity and species diversity in the gastropod genus *Conus* on Indo West Pacific reef platforms.
Amer. Natural., 101, 251-259.
- KOHN A.J. 1968 - Microhabitats, abundance and food of *Conus* on atoll reefs in the Maldive and Chagos islands.
Ecology, 49, 1046-1062.
- KURNICKER L.S., BONET F., CANN R. & HOSKIN C.M. 1959 - Alacran reef, Campeche Bank, Mexico.
Publ. Inst. Mar. Sci. (Univ. Texas, Port Aransas, Texas) 6, 1-22.
- KRASNOV E.B. 1971 - On modi evolution of Caryophylliina.
Symp. intern. Coraux fossiles, Novossibirsk.
- KUHLMANN D.H.H. 1970 - Studien über physikalische und chemische Faktoren in kubanischen riffgebieten.
Acta Hydrophysica, XV, (2), 105-152.

- ..
 KUHLMANN D.H.H. 1970 - Westindische Korallen als Biofaziesarten.
Wissensch. Z. Humboldt Univ. Berlin Math. Natur.
Reihe, Dtsch., 19, (2-3), 162-164.
- ..
 KUHLMANN D.H.H. 1971a- Untersuchungen zur Ökologie und Entstehung
 kubanischer Bank Riffe.
Wissensch. Z. Humboldt Univ. Berlin Math. Natur.
Reihe, 4-5, 721-776.
- ..
 KUHLMANN D.H.H. 1971b- Zur Methodik der Korallenriffuntersuchung.
Wissensch. Z. Humboldt Univ. Berlin Math. Natur.
R., XX, 697-705.
- ..
 KUHLMANN D.H.H. 1971c- Die Entstehung des westindischen Korallen-
 riffgebietes.
Wissensch. Z. Humboldt Univ. Berlin Math. Natur.
Reihe, 4-5, 675-695-.
- ..
 KUHLMANN D.H.H. 1971d- Die Korallenriffe Kubas. II Zur Ökologie der
 Bankriffe und ihrer Korallen.
Int. Rev. ges. Hydrobiol., 56, (2), 145-199.
- LABEYRIE J. LALOU C. & DELIBRIAS G. 1969 - Etude des transgressions
 marines sur l'atoll de Mururoa par la datation des
 différents niveaux de corail.
Cahiers Pacifique, 12-13, 203-212.
- LABOREL J. 1965 - Note préliminaire sur les récifs de grès et les
 récifs de coraux dans le Nord Est brésilien.
Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, 53, (37), 341-344.
- LABOREL J. 1967 - Les peuplements de Madréporaires des côtes tropicales
 du Brésil.
Thèse Doc. Sci. non publ. Univ. Marseille, A.O. 1856,
 1-313.
- LABOREL J. 1969-1970 - Madréporaires et Hydrocoralliaires récifaux
 des côtes brésiliennes. Systématique, écologie, répar-
 tition verticale et géographique.
Res. Sci. Campagne Calypso, IX, 171-229.
- LANG J. 1971 - Interspecific aggression by scleractinian corals.
 I - The rediscovery of *Scolymia cubensis* (Edw. & H.).
Bull. Mar. Sci., 21, (4), 952-959.
- LANGENBECK R. 1897 - Die neueren Forschungen über die Korallenriffe.
Geogr. Zeitsch. 3. Jahrg.
- LAY E.P. 1969 - Coral reefs and how they are built.
Ocean Magazine, 1, 4, 46-47.
- LEGENDRE R. 1966 - Le peuplement de l'île Europa.
Mem. Mus. nat. Hist. natur., ser.A (Zool.), XLI, 213-220.

- LEONTIEV O.K. & MEDVEDEV B.C. 1972 - Evolution des atolls de l'Océan Pacifique (en russe).
Priroda, 9, 80-89.
- LEWIS J.B. 1960 - The coral reefs and coral communities of
Bardados, W.I.
Canadian J. Zool., 38, 1133-1145.
- LEWIS J.B. 1970 - Spatial distribution and pattern of some Atlantic
reef corals.
Nature, 227 (5236), 1158.
- LEWIS J.B., AXELSEN F., GOODBODY I., PAGE C. & CHISLETT G. - 1968 -
Comparative growth rates of some reef corals in the
Caribbean.
Mc Gill Univ. Mar. Sci. Center, Manuscript rept. 10, 27p.
- LEWIS M.S. 1968 - The morphology of the fringing coral reefs, along
the East coast of Mahé, Seychelles.
J. Geol., 76, 2, 140-153.
- LEWIS M.S. & TAYLOR J.D. 1966 - Marine sediments and bottom communities
of the Seychelles.
Philos. Trans. R. Soc. London, A, 259, 1099, 279-290.
- LINSCHOT J.H. Von 1595 - Itinerario Voyage ofte schipvaert naar oost
ofte Portugaels Indien.
Amsterdam.
- LOYA Y. 1972 - Community structure and species diversity of herma-
typic corals at Eilat, Red Sea.
Mar. Biol., 13, (2), 100-123.
- LOYA Y. & SLOBODKIN L. 1971 - The coral reefs of Eilat (Gulf of
(Eilat, Red Sea) .
*in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian
Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 117-140.
- MA T.Y. 1937 - Growth rate of reef coral and its relation to sea
water temperature.
Paleontol. sinica., sér. B, 16, 1-226, 100 pl.
- MA T.Y. 1959 - The effect of water temperature on growth rate of
reef corals.
Oceanogr. sinica, 1-116, 321 pl.
- Mc CLOSKEY L.R. 1970 - The dynamics of the community associated with
a marine scleractinian coral.
Int. Rev. der Gesam. Hydrobiol., 55, (1), 13-81.

- MAC INTYRE I.G. 1972 - Submerged reefs of Eastern Caribbean.
Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.; 56, (4), 720-738.
- MAC INTYRE I.G. 1969 - Tropical reef corals : Tolerance of low temperatures on the North Carolina continental shelf.
Science, 166, 374-375.
- MAC INTYRE I.G. & SMITH S.V. 1972 - A model of inorganic carbon flux through a coral reef ecosystem.
AAPG/SEPM, Annual Meeting, Denver, Apr.17-19 1972, 1-14.
- MAC INTYRE W.G. 1964 - Evidence of stillstand from Coralfringed Indian Ocean islands.
20 th Congr. Intern. Geogr. Roy. Uni, London, 113-114.
- MAC NEIL F.S. 1954 - Organic reefs and banks and associated detrital sediments.
Amer. J. Sci., 252, 385-401.
- MAC NEIL F.S. 1972 - Physical and biological aspects of atolls in the northern Marshall.
Proc. Symp. Corals & coral reefs, Mandapam Camp, Jan.1969, 507-567.
- MAIKLEM W.R. 1968 - The Capricorn reef complex, Great Barrier Reef, Australia.
J. Sed. Petrology, 38, 3, 785-798.
- MAILHE A.R. 1972 - Terminologia relacionada con la geomorfologia litoral y submarina.
Mus. Argentino de Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia, Public. extension cultural y Didactica, 19, 1-3.
- MANTON S.M. 1935 - Ecological surveys of coral reefs.
Sci. Rept. Great Barrier Reef Exp. 1928-29, British Mus. (Nat. Hist.), III, (10), 274-312.
- MARSH J.A. Jr. 1970 - Primary productivity of reef building calcareous red Algae.
Ecology, 51, (2), 255-263.
- MAXWELL W.G.H. 1968 - Atlas of the Great Barrier Reef.
Elsevier Publishing Company, N.Y., 1-249.
- MAYOR A.G. 1918 - Ecology of the Murray island coral reefs.
Papers Dept. Mar. Biol. Carnegie Inst. Washington, 9, (213), 1-48.
- MAYOR A.G. 1924 - Structure and ecology of Samoan reefs.
Papers Dept. Mar. Biol. Carnegie Inst. Washington, 19, 1-25.

- MERGNER H. 1967 - Über den Hydroidenbewuchs einiger Korallenriffe des Roten Meeres. I Die ökologischen gegebenheiten der untersuchten Riffgebiete und ihre Auswirkungen auf verteilung und Besiedlungsdichte des Hydroidenbewuchses. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 60, 35-104.
- MERGNER H. 1971 - Structure, ecology and zonation of Red Sea reefs (in comparison with South Indian and Jamaican reefs). in : STODDART & YONGE : *Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 141-162.
- MILLIMAN J.D. 1966 - Caribbean and Indo Pacific coral reefs. *Proc. 11 th Pacif. Sci. Congr.*, 5-7, 263.
- MILLIMAN J.D. & EMERY K.O. 1968 - Sea levels during the past 35 000 years. *Science, N.Y.*, 162, 1121-1123.
- MOBIUS K. 1880 - Beiträge zur Meeresfauna der Insel Mauritius und der Seychellen. *Berlin*.
- MOKIEVSKI O.B. 1965 - Les récifs coralliens de l' Indonésie. *Le développ. Rech. sous mar., Comm. Océanogr. Ed. "Science" Moscou 1965*, 15-20.
- MONTAGGIONI L. 1970 a - Répartition et zonation géomorphologique des structures récifales de l'île de la Réunion (Océan Indien). *C.R. Acad. Sci., sér. D*, 270, 663-665.
- MONTAGGIONI L. 1970 b - Essai de chronologie relative des épisodes récifaux à l'île de la Réunion (Océan Indien) ; leur incidence sur la morphologie récifale actuelle. *C.R. Acad. Sci., sér. D*, 270, 1869-1871.
- MONTAGGIONI L. 1972 - Essai de chronologie relative des stationnements marins quaternaires à l'île Maurice (Archipel des Mascareignes, Océan Indien). *C.R. Acad. Sci.*, 274, 2936-2939.
- MONTAGGIONI L. 1973 - Coral reefs and quaternary shorelines in the Mascarene Archipelago (Indian Ocean). *Proc. 2 nd Internat. Symp. Coral reefs, Brisbane (sous presse)*.
- MOORE W.S. & KRISHNASWAMI S. 1972 - Coral growth rates using ²²⁸Ra and ²¹⁰Pb. *Earth and planetary Sci. letters, Amsterdam*, 15, (2), 187-190.

- MORELOCK J. & KOENIG K.J. 1967 - Terrigenous sedimentation in a shallow water coral reef environment.
J. Sediment. Petrol. USA, 37, 4, 1001-1005.
- MORRISON J.P.E. 1954 - Animal ecology of Raroïa atoll, Tuamotus :
1- Ecological notes on the mollusks and other animals of Raroïa. 2- Notes on the birds of Raroïa.
Atoll Research Bull., 34,
- MUSCATINE L. 1971 - Calcification in corals.
Exp. Coelenterate Biol., Univ. Hawai Press, 227-238.
- NAUMOV D.V. 1959 - Récifs coralliens de l'île de Haïnan. (en russe)
Priroda, 9, 83-90.
- NAUMOV D.V., IAN-KIN-SOUN & KUOAN-MIN-SAN 1960 - Principaux types de récifs coralliens de l'île de Haïnan. (en russe)
Oceanol. Limnol. Sinica, III, 3, 157-176.
- NESTEROFF W.D. 1965 - Sur l'état de développement des Madréporaires des récifs coralliens de Nouvelle-Calédonie.
C.R. Acad. Sc. Paris, 260, 2278-2279.
- NEWELL N.D. 1954 - Reef and sedimentary processes of Raroïa.
Atoll Research Bull., 36,
- NEWELL N.D. 1956 - Geological reconnaissance of Raroïa (Kon Tiki), atoll Tuamotu Archipelago.
Bull. Amer. Mus., Nat. Hist., 109, 317-372.
- NEWELL N.D. 1959 - Coral reefs.
Nat. Hist. N.Y., 119-131, 227-235.
- NEWELL N.D. 1971 - An outline history of tropical organic reefs.
Amer. Mus. Novitates, 2465, 1-37.
- NEWELL N.D. 1972 - The evolution of reefs.
Scientific Amer. N.Y., 226, (6), 54-65.
- NEWELL N.D. & BLOOM A.L. 1970 - The reef flat and two meter eustatic terraces of some Pacific atolls.
Bull. Geol. Soc. Amer., 81, (7), 1881-1894.
- ODUM M.T. & ODUM E.P. 1955 - Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll.
Ecol. Monogr., 25, 291-320.
- OLÍVARES M.A. & LEONARD A.B. 1971 - Algunos corales petreos de la Bahía de Mochima, Venezuela.
Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, Venezuela, 10, (1), 49-70.

- ORTMANN A. 1888 - Studien über systematik und geographische veirbreitung der steinkorallen.
Zool. Jahrb. (Syst.), ()
- PAULIAN R. 1961 - La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines.
Publ. I.R.S.M., Faune de Madagascar, 13, 1-483.
- PEARSE V.B. 1970 - Incorporation of metabolic CO₂ into coral skeleton.
Nature, 228, (5269), 383.
- PEARSE V.B. & MUSCATINE L. 1971 - Role of symbiotic algae (Zooxanthellae) in coral calcification.
Biol. Bull., 141, (2), 350-363.
- PERES J.M. & PICARD J. 1969 - Réflexions sur la structure trophique des édifices récifaux.
Mar. Biol., 3, 3, 227-232.
- PETIT G. 1930 - L'industrie des pêches à Madagascar.
Soc. Edit. Geogr. Mar. & Col., Paris, 1-390.
- PICARD J. 1965 - Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région de Marseille.
Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, 36, (52), 1-160.
- PICARD J. 1967 - Essai de classement des grands types de peuplements marins benthiques tropicaux, d'après les observations effectuées dans les parages de Tuléar.
Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 6, 3-24.
- PERRUDON A. 1971 - Les provinces pétrolières de type paralique et récifal.
Rev. Inst. franç. Pétrole, XXVI, (6), 521-537.
- PICHON M. 1962 - Note préliminaire sur la topographie et la géomorphologie des récifs coralliens de la région de Tuléar.
Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 1, 153-168.
- PICHON M. 1964 - Contribution à l'étude de la répartition des Madréporaires sur le récif de Tuléar (Madagascar).
Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, hors sér., suppl. 2, 79-203.
- PICHON M. 1967 - Caractères généraux des peuplements benthiques des récifs et lagons de l'Île Maurice.
Cahiers ORSTOM, Océanogr., V, 4, 31-45.
- PICHON M. 1971 - Comparative study of the main features of some coral reefs of Madagascar, La Réunion and Mauritius.
in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 185-216.

- PICHON M. 1972 a - Les peuplements à base de Scléractiniaires dans les récifs coralliens de la baie de Tuléar (Sud Ouest de Madagascar).
Proc. Symp. Corals and Coral Reefs, Mandapam Camp, Jan 1969, 135-154.
- PICHON M. 1972 b - Problems of measuring and mapping coral reef colonies.
Rept SCOR, Working group 35, 11 th SCOR Gen. Meeting, Oban, Sept. 1972, 1-13.
- PICHON M. 1972 c - Coral reef studies in Tuléar : Methodological aspects of quantitative benthic ecology.
Rept. SCOR, Working group 35, 11 th SCOR Gen. Meeting, Oban, Sept. 1972, 1-17.
- PICHON M. 1972 d - The coral reefs of Madagascar.
in BATTISTINI & RICHARD-VINDARD : Madagascar, W. Junk, The Hague, 367-410.
- PICHON M. 1973 a - Dynamics of benthonic communities in the coral reefs of Tuléar (Madagascar). Succession and transformation of the biota through reef evolution.
Proc. 2 nd Intern. Symp. coral reefs, Brisbane, (sous presse).
- PICHON M. 1973 b - Free living scleractinian coral communities in the coral reefs of Madagascar.
Proc. 2 nd Intern. Symp. coral reefs, Brisbane, (sous presse).
- PICHON M. 1973 c - Sur quelques caractéristiques morphologiques et écologiques des récifs coralliens de la région de Tuléar (Madagascar).
Bull. Mus. Hist. Nat., 3 ème sér., 162, Ecol. gén., 18, (sous presse).
- PILLAI C.S.G. 1967 - Studies on South Indian corals.
Ph. D. Thesis, Univ. Kerala.
- PILLAI C.S.G. 1971 a - The distribution of shallow water stony corals at Miniroy atoll in the Indian Ocean, with a check-list of species.
Atoll Research Bull., 141,
- PILLAI C.S.G. 1971 b - Composition of the coral fauna of the southeastern coast of India and the Laccadives.
in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 301-328.

- PILLAI C.S.G. 1972 - Stony corals of the seas around India.
Proc. Symp. corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan 1969, 191-216.
- PILSON M.E.Q. 1972 - The coral atoll is a unique laboratory.
Maritimes, 16, (2), 1-4.
- PLESSIS Y. 1969 - Les atolls des Tuamotus en tant qu'écosystème marin.
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 40, (6), 1232-1236.
- PLESSIS Y. 1971 - Un exemple d'écosystème marin tropical : le récif corallien.
Cybiu Lab. Pêches O.M., Mus. Hist. Nat. Paris, 52, 24-27.
- PORTER J.W. 1972 a - Patterns of species diversity in Caribbean reef corals.
Ecology, 53, (4), 745-748.
- PORTER J.W. 1972 b - Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the isthmus of Panama.
Bull. Biol. Soc. Washington, 2, 89-116.
- POWERS D. 1970 - A numerical taxonomic study of Hawaiian reef corals.
Pacific Science, 24, (2), 180-186.
- POWERS D. & ROMIF F.J. 1972 - A numerical taxonomic study of Caribbean and Hawaiian reef coral .
Syst. Zool. (USA), 21, 1, 53-64.
- PRESSICK M.L. 1970 - Zonation of stony coral of a fringe reef southeast of Icacos Island, Puerto Rico.
Caribb. J. Sci., 10, (3-4), 137-139.
- PRICE J.M. 1971 - The shallow sublittoral marine ecology of Aldabra.
Phil. Trans. Roy. Soc., B, 260, 123-172.
- PUGH W.E. 1950 - Bibliography of organic reefs, bioherms and biostomes.
Tulsa : Seismic Serv. Corporation, 1-139.
- QASIM S.Z., BHATTATHIRI P.M.A. & REDDY C.V.G. 1972 - Primary productivity of an atoll in the Laccadives.
Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 57, (2), 207-295.
- RANSON G. 1958 - Coraux et récifs coralliens (Bibliographie).
Bull. Inst. Océanogr., 1121, 1-80.
- REDDIAH K. 1971 - The Appa island and its fringing reef in the gulf of Mannar.
Mar. Biol. Assoc. India, 12, (1-2), 57-63.

- RICHARD G. & SALVAT B. 1970 - Bilan comparatif qualitatif et quantitatif des Mollusques de récifs extérieurs d'atolls ou d'îles hautes de Polynésie française.
Congr. Soc. franç. Malacologie,
- RICHARD G. & SALVAT B. 1972 - Ecologie quantitative des Mollusques du lagon de Tiahura, île de Moorea, Polynésie française.
C.R. Acad. Sci., 275, D, 1547-1550.
- RIGBY J.K. & MAC INTYRE W.G. 1966 - The isla de Lobos and associated reefs, Veracruz, Mexico.
Brigham Young Univ. Stud. (Geol.), 13, 3-46.
- ROBERTS H.H. 1971 - Deep reef geometry with regard to distribution of wave power around an island.
2nd coastal and shallow water Research Conf. (abstract only).
- ROOS P.J. 1964 - The distribution of reef corals in Curaçao.
Stud. Fauna Curaçao & other Caribbean islands, 20, 1-51.
- ROSEN B.R. 1971 a - Principal features of reef coral ecology in shallow water environments, Mahé, Seychelles.
in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 163-184.
- ROSEN B.R. 1971 b - The distribution of reef coral genera in the Indian Ocean.
in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 263-300.
- ROSEN B.R. & TAYLOR J.D. 1969 - Reef coral from Aldabra : new mode of reproduction
Science, N.Y., 166, 119-121.
- ROY K.J. & SMITH S.V. 1971 - Sedimentation and coral reef development in turbid water Fanning island lagoon.
Pacific Science, 25, (2), 234-247.
- SALVAT B. 1964 - Prospections faunistiques en Nouvelle-Calédonie, dans le cadre de la mission d'étude des récifs coralliens.
Cahiers Pacifique, (6), 3-24.
- SALVAT B. 1965 - Etude préliminaire de quelques fonds meubles du lagon calédonien.
Cahiers Pacifique, (7), 101-106.
- SALVAT B. 1970 a - Données bionomiques sur les peuplements benthiques à prédominance de Mollusques d'un lagon d'atoll fermé polynésien.
Congr. Soc. franç. Malacol. Caen, 2p.

- SALVAT B. 1970 b - Etudes quantitatives et qualitatives (comptages et biomasses) sur les Mollusques récifaux de l'atoll de Fangataufa (Tuamotu, Polynésie).
Cahiers du pacifique, 13, 1-54.
- SALVAT B. 1971 - Evaluation quantitative totale de la faune benthique de la bordure lagunaire d'un atoll de Polynésie française.
C.R.Acad. Sci., sér. D, 272, 211-214.
- SARGENT & AUSTIN T.A. 1954 - Biologic economy of coral reefs. Bikini and nearby atolls, Marshall islands.
U.S. Geol. Survey Prof. Papers, 260, E, 293-300.
- SCHÄFER W. 1969 - Sarso, modell der biofacies. Sequenzen im korallenriff. Bereich des schelfs.
Senckenbergiana maritima, (1), 50, 165-188.
- SCHEER G. 1959 - Contribution to a german reef terminology.
Atoll Research Bull., 69, 1-4.
- SCHEER G. 1960 a - Der lebensraum der riffkorallen.
Ber. 1959/60 Naturwiss. Ver. Darmstadt, 29-44.
- SCHEER G. 1960 b - Die Formenvielfalt der riffkorallen.
Zool. Abt. Mess. Landesmuseum, Darmstadt
- SCHEER G. 1964 - Bemerkenswerte korallen aus dem Roten Meer.
Seckenb. Biol. 45, 613-620.
- SCHEER G. 1967 - Über die methodik der untersuchung von korallenriffen.
Z. Morphol. Okol. Tiere, 60, 1-3, 105-114.
- SCHEER G. 1971 - Coral reefs and coral genera in the Red Sea and Indian Ocean.
in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 329-370.
- SCHEER G. 1972 - Investigations of coral reefs in the Maldive islands with notes on lagoon patch reefs and the method of coral sociology.
Proc. Symp. Corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan 1969, 87-120.
- SCHIEDEGGER G. 1972 - *Heterocyathus*, an ahermatypic madreporarian in the *Halophila* environment of the gulf of Eilat, Red Sea.
Scientific Newsletter, 2, Mar. Biol. Lab. Eilat.
- SCHOTT G. 1935 - Geographie des Indischen und Stillen ozeans.
C. Baysen, Hamburg, 1-413.

- SCHUHMACHER H. 1973 - Die lichtabhängige Besiedlung von Hafenstützpfeilern durch sessile Tiere und Algen aus dem Korallenriff bei Eilat (Rotes Meer). *Helgolander Wissen. Meeresuntersuchungen*, 21, (1-4), 307-326.
- SETCHELL W.A. 1926 - Nullipore versus coral in reef formation. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 65, 136-140.
- SETCHELL W.A. 1928 - A botanical view of coral reefs, especially those of the Indo-Pacific region. *Proc. 3rd Pacif. Sci. Congr.*, (2), 1837-1843.
- SEWELL R.B.S. 1932 - The coral coasts of India. *Geogr. J.*, 79, 449-465.
- SEWELL R.B.S. 1935 - Studies on corals and coral formations in Indian waters. *Mem. Asiat. Soc. Beng.*, 9, 461-540.
- SHEPARD F.P. 1970 - Lagoonal topography of Caroline and Marshall islands. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 81, 1905-1914.
- SHIBATA K. & HAXO F.T. 1969 - Light transmission and spectral distribution through epi and endozoic algal layers in the brain coral *Favia*. *Biol. Bull.*, 136, 3, 461-468.
- SMITH S.V., CHAVE K.E. & KAM D.T.O. 1973 - Atlas of Kaneohe Bay : A reef ecosystem under stress. *UNIH-seagrant TR 72-01*, 1-128.
- SPENCER-DAVIES P., STODDART D.R. & SIGEE D.C. 1971 - Reef forms of Addu atoll, Maldives. *in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London*, 28, 217-262.
- SQUIRES D.F. 1964 - The southern Ocean. A potential for coral studies. *Ann. Rept. of the board of regents. Smithson. Inst. Publ.* 4550, 447-459.
- STEARNS C.E. & THURBER D.L. 1967 - Th²³⁰ / U²³⁴ dates of late Pleistocene marine fossils from the Mediterranean and Moroccan littorals. *Progress Oceanogr.*, (4), 293-305.
- STEHLI F.G. & WELLS J.W. 1971 - Diversity and age patterns in hermatypic corals. *Syst. Zool. (USA)*, 20, (2), 115-126.

- STEPHENSON W., ENDEAN R. & BENNETT J. 1958 - An ecological survey of the marine fauna of Low isles, Queensland.
Austr. J. Mar. Freshwater Research, 9, (2), 261-318.
- STEPHENSON T.A., STEPHENSON A., TANDY G. & SPENDER M. - 1931 - The structure and ecology of Low isles and other reefs.
Sci. Rept. Great Barrier Reef Exp. (1928-29), *British Mus. (Nat. Hist.)*, III, (2), 17-112.
- STODDART D.R. 1962 - Three Caribbean atolls : Turneffe islands, Lighthouse Reef and Glover's Reef, British Honduras.
Atoll Research Bull., 87, 1-151.
- STODDART D.R. 1965 - The shape of atolls.
Mar. Geol., 3, 369-383.
- STODDART D.R. 1966 - Reef studies at Addu atoll, Maldive islands. Preliminary results of an expedition to Addu atoll in 1964.
Atoll Research Bull., 116, 1-122.
- STODDART D.R. 1967 - Ecology of Aldabra atoll, Indian Ocean.
Atoll Research Bull., 118, 1-8.
- STODDART D.R. 1968 - Catastrophic human interference with coral atoll ecosystem.
Geography (G.B.), 53, 238, Pt 1, 25-40.
- STODDART D.R. 1969 a - Ecology and morphology of recent coral reefs.
Biol. Review, 44, 433-498.
- STODDART D.R. 1969 b - Geomorphology of the Salomon islands coral reefs.
Phil. Trans. Roy. Soc. London, (B), 255, 800, 355-382, 54-59 pl.
- STODDART D.R. 1971 a - Sea level changes and the origin of sand cays : radiometric evidence.
J. Mar. Biol. Assoc. India, 11, (1969), 44-58.
- STODDART D.R. 1971 b - Environment and history in Indian Ocean reefs: Morphology.
in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 3-38;
- STODDART D.R. 1971 c - Rainfall on Indian Ocean coral atoll islands.
Atoll Research Bull., 147, 1-21.
- STODDART D.R. 1972 a - Field methods in the study of coral reefs.
Proc. Symp. Corals and coral reefs, Mandapam Camp., Jan. 1969, 71-86.

- STODDART D.R. 1972 b - Regional variation in Indian Ocean coral reefs.
Proc. Symp. Corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan. 1969, 155-174.
- STODDART D.R., DAVIES P.S. & KEITH A.C. 1966 - Geomorphology of Addu atoll.
Atoll Research Bull., 114-117, 13-41, 16 pl.
- STODDART D.R. & FOSBERG F.R. 1972 - Reef islands of Rarotonga.
Atoll Research Bull., 160, 1-21.
- STODDART D.R. & TAYLOR J.D. 1971 - Geography and ecology of Diego Garcia atoll, Chagos Archipelago.
Atoll Research Bull., 149, 1-237.
- STODDART D.R., TAYLOR J.D., FOSBERG F.R. & FARROW G.E. 1971 - Geomorphology of Aldabra atoll.
Phil. Trans. Roy. Soc., B, 260, 31-65.
- STORR J.F. 1964 - Ecology and oceanography of the coral reef tract, Abaco island, Bahamas.
Geol. Soc. Amer. Spec. Paper 79, 98 p., 8 pl.
- STRAUGHAN R.P.L. 1972 - Pollution, dredging decimating Florida's reefs.
Nat. fisherman, Camden Me, 52, (13), 46-48.
- STRICKLAND J.D.H. 1958 - Solar radiation penetrating the ocean. A review of requirements, data and methods of measurement, with particular references to photosynthetic productivity.
J. Fish. Research Board Canada, 15, (3).
- TALBOT F.H. 1965 - A description of the coral structure of Tutia reef (Tanganika Territory, East Africa) and its fish fauna.
Proc. Zool. Soc. London, 145, 4, 431-470.
- TAYAMA R. 1935 - Table reefs, a particular type of coral reefs.
Proc. Imp. Acad. Japan, 11, (7), 268-270.
- TAYAMA R. 1935 - Distribution of coral reefs in the south seas.
Proc. Imp. Acad. Japan, 11, (8), 326-328.
- TAYLOR D.L. 1973 - Symbiotic pathways of carbon in coral reef ecosystems. Present status and future prospects.
Helgolander Wissen. Meeresuntersuchungen, 24, (1-4), 276-283.
- TAYLOR J.D. 1968 - Coral reefs and associated invertebrate communities (mainly Molluscan) around Mahé, Seychelles.
Phil. Trans. Roy. Soc., (B), 254, 129-206.
- TAYLOR J.D. 1971 a - Reef associated Molluscan assemblages in the Western Indian Ocean .in STODDART & YONGE : *Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. S* .
London, 28, 501- 534.

- TAYLOR J.D. 1971 b - Intertidal zonation at Aldabra atoll.
Phil. Trans. Roy. Soc., (B), 260, 173-214.
- TAYLOR J.D. & LEWIS M.S. 1970 - The fauna, flora and sediments of the marine grass beds of Mahé, Seychelles.
J. Nat. Hist., (4), 199-220.
- TAYLOR W.R. 1965 - A new *Turbinaria* from the Red Sea district.
Israel J. Botany, 14, 97-100.
- THOMASSIN B. 1969 - Peuplements de deux biotopes de sables coralliens sur le grand Récif de Tuléar, Sud Ouest de Madagascar.
Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, hors sér., suppl. 9, 59-134.
- THOMASSIN B. 1971 - Les facies d'épifaune et d'épiflore des biotopes sédimentaires des formations coralliennes dans la région de Tuléar (Sud Ouest de Madagascar).
in STODDART & YONGE : Regional variation in Indian Ocean coral reefs. Symp. Zool. Soc. London, 28, 371-396.
- THOMASSIN B. 1972 - Les biotopes de sables coralliens dérivant des appareils récifaux de la région de Tuléar (S.W. de Madagascar).
Proc. Symp. corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan. 1969, 291-313.
- THOMASSIN B. 1973 - Peuplements des sables fins sur les pentes internes des récifs coralliens de Tuléar (S.W. de Madagascar). Essai d'interprétation dynamique des peuplements des sables mobiles infralittoraux dans un complexe récifal, soumis ou non aux influences terrigènes.
Tethys, suppl. 5, 157-220.
- THOMSON J. & WALTON A. 1972 - Redetermination of chronology of Aldabra atoll by $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$ dating.
Nature, 240, (5377), 145-146.
- TOKIOKA T. 1966 - Reef coral communities and problems of their conservation on the west coast of Kii peninsula.
Proc. 11 th Pacific Sci. Congr., 5-7, 404.
- TRACEY J.I.Jr 1967 - Recent reef features in the Carolines and Marshall islands.
Geol. Soc. Amer. Ann. Meeting, Progr. & Abstr., 223-224.
- TRAN NGOC LOI 1967 - Peuplements animaux et végétaux du substrat dur intertidal de la baie de Nha Trang (Viet Nam).
Inst. Océanogr. Nha Trang, 11, 1-236, 17 pl.

- UMAMAHESWARA RAO M. 1972 - Coral reef flora of the gulf of Mannar and Palk Bay.
Proc. Symp. Corals and coral reefs, Mandapam Camp, Jan 1969, 217-230.
- UMBROVE J.H.F. 1947 - Coral reefs of the East Indies.
Geogr. Soc. Amer., 1, 58, (8), 729-778, 7 pl.
- UTINOMI H. 1971 - Scleractinian corals from Kamoe Bay, Oita Prefecture, Northeast of Kyushu, Japan.
Publ. Seto Mar. Biol. Lab., XIX, (4), 203-229.
- VACELET J. & VASSEUR P. 1971 - Eponges des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar).
Tethys, suppl. 1, 51-126.
- VAN DER HORST 1921 - The Madreporaria of the Siboga Expedition. II. Madreporaria Fungida.
Siboga Exp. Monogr., 16, b, 53-98.
- VASSEUR P. 1964 - Contribution à l'étude bionomique des peuplements sciaphiles infralittoraux de substrat dur dans les récifs de Tuléar (Madagascar).
Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, hors sér., suppl.2, 1-77.
- VAUGHAN T.W. 1919 - Corals and the formation of coral reefs.
Ann. Rept. Smithsonian Inst. for 1917, 189-276, 1-37 pl.
- VAUGHAN T.W. & WELLS J.W. 1943 - Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia.
Geol. Soc. Amer., Spec. Paper, 44, 1-363, 1-51 pl.
- VEEM M.H. 1966 - Th^{230} / U^{238} and U^{234} / U^{238} ages of Pleistocene high sea level stand.
J. Geophysic. Research, 7, 1, 3379-3386.
- VILLALOBOS A. 1971 - Estudios ecologicos en un arrecife coraline en Veracruz, Mexico.
Symp. Invest. Resources Caribbean & adjacent regions, UNESCO & FAO, 531-545.
- VINCENT E.S. 1972 - Oceanography and late quaternary planctonic Foraminifera, Southwest Indian Ocean.
Ph.D. Thesis, Univ. Southern California, 1-353.
- VINOGRADOV M.E. 1969 - Exploration of the Great Barrier Reef (en russe)
Priroda, 12, 43-49.
- VIVIEN M. 1973 a - Contribution à l'éthologie alimentaire de l'ichtyofaune du platier interne des récifs coralliens de Tuléar.
Tethys, suppl. 5, 221-309.

- VIVIEN M. 1973 b - Ichtyofaune des herbiers du Grand Récif de Tuléar (Madagascar) I. Les peuplements et leur distribution écologique.
Tethys,
- VOELTZKOW A. 1897 - Wissenschaftliche Ergebnisse der Reisen im Madagascar und Ostafrika in den Jahren 1889-1895.
Abhandl. Senckenbergischen naturforsch. ges. Frankfurt, 21, 1-76.
- VOELTZKOW A. 1905 - Berichte über eine Reise nach Ost Afrika zur untersuchung der Bildung und des Aufbaues der Riffe und inseln des westlichen Indischen Ozeans. VI Madagascar.
Zeitsch. Gesell. für Erdk. Berlin, 89-159, 183-211, 285-296.
- VOELTZKOW A. 1917 - Flora and fauna des Comoren.
Voeltzkow's Reise Ostafri., Stuttgart, 3, 429-480.
- WAINWRIGHT S.A. 1962 - Reef communities visited by the Israel South Red Sea Expedition (1962).
Israel South Red Sea Exp. (1962), Rept. 9, 40-53.
- WALTHER J. 1888 - Die Korallenriffe der Sinaihalbinsel, (abhandl.).
Abhandl. Sächs. Ges. Wissen., 24, 9.
- WALTHER J. 1891 - Die Adamsbrücke und die korallenriffe der Palkstrasse.
Petermanns. Geogr. Mittheil. (Ergänzungsheft), 102, 1-40.
- WELLS J.M., WELLS A.M. & VANDERWALKER J.G. 1973- In situ studies of metabolism in benthic reef communities.
Helgolander Wissen. Meeresuntersuchungen, 24, (1-4), 78-81.
- WELLS J.W. 1954 - Recent corals of the Marshall island.
Prof. Paper US Geol. Survey, 260, 1, 385-486, 94-185 pl.
- WELLS J.W. 1957 - Coral reefs. Treatise on marine ecology and paleoecology.
Geol. Soc. Amer. Mem., 67, 1, 1-609.
- WELLS J.W. 1966- Evolutionary development in the Scleractinian family Fungidae.
The Cnidaria & their evolution. Symp. Zool. Soc. London, 16, 223-246.
- WELLS J.W. 1969 - Aspects of Pacific coral reefs.
Micronesica, 5, (2), 317-322.
- WELLS J.W. 1972 - Some shallow water ahermatypic corals from Bermuda.
Postilla (Yale Univ.), 156, 1-10.
- WERTH E. 1901 - Zur Frage der bildung der korallenriffe.
Sitzungsber. Ges. Naturf., Berlin.

- WERTH E. 1901 - Lebende und jungfossile Korallenriffe in Ost Africa.
Z. Ges. Erdk., Berlin, 36, 115-144.
- WEYDERT P. 1968a- Zonation des ensembles récifaux internes de la baie de Tuléar (Sud Ouest de Madagascar).
C.R.Acad. Sci. Paris, 266, 1367-1369.
- WEYDERT P. 1968b- Relation entre les formations quaternaires et les ensembles récifaux de la baie de Tuléar (Madagascar).
C.R.Acad. Sci. Paris, 266, 194-196.
- WEYDERT P. 1969 - Les variations récentes du niveau marin et leurs influences sur la morphologie récifale dans la baie de Tuléar (Sud Ouest de Madagascar).
C.R.Acad. Sci. Paris, 268, D, 482-484.
- WEYDERT P. 1970 - Interprétation granulométrique d'un modèle actuel : les ensembles sédimentaires récifaux de la baie de Tuléar (Sud Ouest de Madagascar).
C.R.Acad. Sci. Paris, 271, D, 1748-1751.
- WEYDERT P. 1973 - Morphologie et sédimentologie de la partie méridionale du Grand Récif de Tuléar (Madagascar) : Les ensembles sédimentaires de la pente externe.
Tethys, suppl. 5, 133-156.
- WIENS H.J. 1962 - Atoll environment and ecology.
Yale Univ. Press. New Haven, 532.
- WISSMAN-BEST M. 1972 - Systematics and ecology of New Caledonian Faviinae (Coelenterata, Scleractinia)
Bijdragen tot der Dierkunde, 42, (1), 4-76, I-XIV pl.
- WOOD-JONES F. 1910 - Coral and atolls : A history and description of the Keeling Cocos islands, with an account of their fauna and flora, and a discussion of the method of development and transformation of coral structures in general.
L. Reeve, London.
- WOODWARD P.W. 1972 - The natural history of Kure atoll, Northwestern Hawaiian island.
Atoll Research Bull., 164, 1-318.
- YAMAZATO K. 1972 - Bathymetric distribution of corals in the Ryukyu islands.
Proc. Symp. Corals and coral Reefs, Mandapam Camp, Jan 1969, 121-133.
- YONGE C.M. 1963 - The biology of coral reefs.
Adv. Mar. Biol., 1, 209-260.

- YONGE C.M. 1968 - Living corals.
Proc. Roy. Soc., B, 169, 1017, 329-344.
- YONGE C.M. 1969 - Conservation of coral reefs.
Micronesica, 5, (2), 307-310.
- YOUNG S.D. 1969 - Studies on the skeletal organic material in hermatypic corals with emphasis on *Pocillopora damicornis*.
Ph. D. Dissert., Univ. Calif. Los Angeles, 1-101.
- ZANEVELD J.S. 1957 - Microatolls in the Netherlands Antilles.
Rept. Intern. Mar. Biol. Conf. Inst. Mar. Biol. Univ. Puerto Rico, 18-19.
- ZANS V.A. 1958 - Recent coral reefs and reef environments of Jamaica.
Geonotes, I, (1-2), 18-25.

INDEX DES ESPECES

Les principales espèces récoltées sont classées par ordre alphabétique.

Le groupe systématique auquel appartient chaque espèce est indiqué au moyen des abbréviations suivantes :

Alg	Algues
Asc	Ascidies
Cep	Cephalocordés
Cni	Cnidaires
Cru	Crustacés
Ecm	Echinodermes
For	Foraminifères
Mol	Mollusques
Pol	Annelides Polychètes
Sip	Sipunculides
Spo	Spongiaires

<i>Aaptos aaptos</i> Schmidt	Spo
<i>Acabaria erythraea</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Acanthancora stylifera</i> Burton	Spo
<i>Acanthaster planci</i> (Linné)	Ecm
<i>Acanthastrea echinata</i> (Dana)	Cni
<i>Acanthella aurantiaca</i> Keller	Spo
<i>Acanthella carteri</i> Dendy	Spo
<i>Acanthophiothrix purpurea</i> Von Martens	Ecm
<i>Acanthophora</i> cf <i>muscoides</i> (L. Bory)	Alg
<i>Acanthostylotella cornuta</i> Topsent	Spo
<i>Acropora arbuscula</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora corymbosa</i> (Lamarck)	Cni
<i>Acropora</i> cf <i>danai</i> (Milne Edwards & Haime)	Cni
<i>Acropora decipiens</i> (Brook)	Cni
<i>Acropora digitifera</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora echinata</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora humilis</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora hyacinthus</i> (Dana)	Cni
<i>Acropora palifera</i> (Lamarck)	Cni
<i>Acropora</i> cf <i>penguins</i> Wells	Cni
<i>Acropora pharaonis</i> (Milne Edwards)	Cni
<i>Acropora</i> cf <i>reticulata</i> Brook	Cni
<i>Acropora rotumana</i> Gardiner	Cni
<i>Actaea tormentosa</i> (Milne Edwards)	Cru
<i>Actinodendron</i> cf <i>plumosum</i> Haddon	Cni
<i>Actinopyga mauritiana</i> (Quoy & Gaimard)	Ecm
<i>Actinopyga</i> n sp	Ecm
<i>Actinotrichia rigida</i> Dcne.	Alg
<i>Agariciella ponderosa</i> (Gardiner)	Cni
<i>Agelas marmarica</i> Lévi	Spo
<i>Aglaophenia cupressina</i> Lamouroux	Cni
<i>Alcyonium legitimum</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Alcyonium molle</i> Thomson & Dean	Cni
<i>Alcyonium simplex</i> Thomson & Dean	Cni
<i>Alveopora</i> sp	Cni
<i>Amansia glomerata</i> C.Ag.	Alg
<i>Amorphinopsis</i> sp	Spo
<i>Amphiroa foliacea</i> Lamx.	Alg
<i>Amphiroa</i> sp	Alg
<i>Amphistegina madagascariensis</i> d'Orbigny	For
<i>Anadyomene Wrightii</i> Gray	Alg
<i>Ancorina radix</i> (Marenzeller)	Spo
<i>Antenella</i> sp	Cni
<i>Anthelia elongata</i> Roxas	Cni
<i>Antipathes abies</i> (Linné)	Cni
<i>Antipathes dichotoma</i> Pallas	Cni
<i>Antipathes ericoides</i> Pallas	Cni
<i>Antipathes myriophylla</i> Pallas	Cni
<i>Antipathes reticulata</i> Esper	Cni
<i>Antipathes ulex</i> Ellis & Solander	Cni
<i>Aphanipathes pennacea</i> (Pallas)	Cni

<i>Aplysilla sulfurea</i> Schulze	Spo
<i>Arca afra</i> Gmelin	Mol
<i>Arca imbricata</i> Bruguière	Mol
<i>Ascidia (Phallusia) julinea</i> (Sluiter)	Asc
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Del.) Coll. & Her.	Alg
<i>Aspidosiphon corallicola</i> Sluiter	Sip
<i>Asterina burtoni</i> (Gray)	Ecm
<i>Asteropus simplex</i> (Carter)	Spo
<i>Astreopora listeri</i> Bernard	Cni
<i>Astroboa nuda</i> (Lyman)	Ecm
<i>Astropecten hemprichii</i> Müller & Troschel	Ecm
<i>Astropyga radiata</i> (Leske)	Ecm
<i>Asymmetron lucayanum</i> Andrews	Cép
<i>Atrina vexillum</i> (Born)	Mol
<i>Avrainvillea erecta</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Axinella carteri</i> Dendy	Spo
<i>Axinella donnani</i> Bowerbank	Spo
<i>Axinosia incrustans</i> Burton	Spo
<i>Bajalus laxus</i> de Ledenfelds	Spo
<i>Bajalus</i> sp	Spo
<i>Balanophyllia</i> sp	Cni
<i>Bebryce acanthoides</i> Thomson & Russell	Cni
<i>Bebryce densa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Bebryce hicksoni</i> Thomson & Henderson	Cni
<i>Biemna anisotoxa</i> Lévi	Spo
<i>Blastomussa merleti</i> Wells	Cni
<i>Blastomussa</i> sp	Cni
<i>Bohadschia drachi</i> Cherbonnier	Ecm
<i>Bohadschia tenuissima</i> (Semper)	Ecm
<i>Boodlea composita</i> (Harv. & Hook.fils) Brand.	Alg
<i>Borgesenia Forbesi</i> (Harv.) Feld.	Alg
<i>Bornetella sphaerica</i> Zan.	Alg
<i>Botryocladia cf. madagascariensis</i> Feld.	Alg
<i>Botryocladia</i> sp 1	Alg
<i>Botryocladia</i> sp 2	Alg
<i>Bubaris conulosus</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Bursa granifera</i> Röding	Mol
<i>Cacospongia lamellosa</i> (Esper)	Spo
<i>Callyspongia ? diffusa</i> Ridley	Spo
<i>Carpentaria monticularis</i> (Carter)	For
<i>Caryophyllia</i> sp	Cni
<i>Cassis rufa</i> (Linné)	Mol
<i>Caulastrea tumida</i> Matthai	Cni
<i>Caulerpa brachypus</i> Harv.	Alg
<i>Caulerpa crassifolia</i> (Ag.) J. Ag.	Alg
<i>Caulerpa cupressoides</i> (Vahl.) Web.v.B.	
var. <i>lycopodium</i> Web.v.B.	Alg
<i>Caulerpa Freycinetii</i> (Ag.) Web.v.B.	Alg
<i>Caulerpa lentillifera</i> J. Ag.	Alg
<i>Caulerpa plumaris</i> (Forsk.) Web. v.B.	Alg
<i>Caulerpa racemosa</i> (Forsk.) Web.v.B.	Alg
<i>Caulerpa scalpelliformis</i> Rbld	Alg

<i>Caulerpa sertularioides</i> Gmel.	Alg
<i>Caulerpa</i> cf <i>taxifolia</i> Vahl	Alg
<i>Caulerpa</i> cf <i>verticillata</i> J. Ag.	Alg
<i>Caulerpa Webbiana</i> Mont.	Alg
<i>Cerianthus maua</i> Carlgren	Cni
<i>Cerithium moniliferum</i> Kiener	Mol
<i>Cespitularia mollis</i> (Brundin)	Cni
<i>Chama asperella</i> Lamarck	Mol
<i>Chamaedoris Delphinii</i> (Hariot) Feld. & Borg.	Alg
<i>Chelonaplysilla noevus</i> (Carter)	Spo
<i>Chlorodesmis</i> cf <i>Hildebrandtii</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Chondrilla nucula</i> Schmidt	Spo
<i>Chondrilla sacciformis</i> Carter	Spo
<i>Chondrillastra australiensis</i> (Carter)	Spo
<i>Chondrillastra mixta</i> (Schulze)	Spo
<i>Chondrosia debilis</i> Thiele	Spo
<i>Choriaster granulatus</i> Lütken	Ecm
<i>Cirripathes anguina</i> (Dana)	Cni
<i>Cladiella ceylonica</i> (Pratt)	Cni
<i>Cladiella krempfi</i> (Hickson)	Cni
<i>Cladiella tulearensis</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Cladophora prolifera</i> (Roth.) Kütz.	Alg
<i>Clanculus pharaonius</i> (Linné)	Mol
<i>Clathria foliascens</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Clathria frondifera</i> (Bowerbank)	Spo
<i>Clathria spicata</i> Hallman	Spo
<i>Clathria typica</i> (Carter)	Spo
<i>Clathriopsamma cercidochela</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Clavularia laxa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Cliona celata</i> Grant	Spo
<i>Cliona margaritifera</i> Dendy	Spo
<i>Cliona mucronata</i> Sollas	Spo
<i>Codium</i> cf <i>arabicum</i> Kütz.	Alg
<i>Coelarthrum Borgesenii</i> Web. v. B.	Alg
<i>Coelogorgia palmosa</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth) Derb. & Sol.	Alg
<i>Columbella azora</i> Duclos	Mol
<i>Columbella</i> sp	Mol
<i>Corallina polydactyla</i> Mont. & Mill.	Alg
<i>Corallopsis opuntia</i> J. Ag.	Alg
<i>Coscinarea columna</i> (Dana)	Cni
<i>Coscinarea monile</i> (Forsk.)	Cni
<i>Craniella australiensis</i> (Carter)	Spo
<i>Cryptodendron adhesivum</i> Klunzinger	Cni
<i>Dendrophyllia</i> n sp	Cni
<i>Dendrophyllia</i> sp	Cni
<i>Dendropoma</i> sp 1	Mol
<i>Dendropoma</i> sp 2	Mol
<i>Dentitheca habereri</i> (Stechow)	Cni
<i>Dermatolithon</i> sp	Alg
<i>Desmia</i> cf <i>hornemanni</i> Lyngb.	Alg
<i>Diadema setosa</i> (Leske)	Ecm

<i>Diaseris distorta</i> (Michelin)	Cni
<i>Dictyopteris delicatula</i> Lamx	Alg
<i>Dictyopteris</i> cf <i>plagiogramma</i> Vickers	Alg
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i> (Forsk.) Borg.	Alg
<i>Dictyosphaeria Versluysi</i> Web.v.B.	Alg
<i>Dictyota dichotoma</i> (Huds) Ag.	Alg
<i>Dictyota pardalis</i> Kütz	Alg
<i>Didemnum candidum</i> Savigny	Asc
<i>Didemnum ternatum</i> (Gottschaldt)	Asc
<i>Didemnum viride</i> (Herdman)	Asc
<i>Digenea simplex</i> (Wulf.) Ag.	Alg
<i>Diploastrea heliopora</i> (Lamarck)	Cni
<i>Distichopora fisheri</i> Broch	Cni
<i>Distichopora violacea</i> (Pallas)	Cni
<i>Dynamena crisioides</i> Lamouroux	Cni
<i>Dysidea</i> sp	Spo
<i>Echinodictyum conulosum</i> Kieschnick	Spo
<i>Echinodictyum jousseaumei</i> Topsent	Spo
<i>Echinodiscus auritus</i> Leske	Ecm
<i>Echinogorgia pseusosassapo</i> (Esper)	Cni
<i>Echinometra mathaei</i> Blainville	Ecm
<i>Echinomuricea andamanensis</i> Thomson & Simpson	Cni
<i>Echinomuricea ramosa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Echinophyllia aspera</i> Ellis & Solander	Cni
<i>Echinopora gemmacea</i> Lamarck	Cni
<i>Echinopora lamellosa</i> (Esper)	Cni
<i>Echinostrephus molare</i> Blainville	Ecm
<i>Echinothrix calamaris</i> (Pallas)	Ecm
<i>Ecionemia bacillifera</i> Carter	Spo
<i>Ellisella ramosa</i> Simpson	Cni
<i>Ellisella verrucosa</i> (Simpson)	Cni
<i>Engina alveolata</i> Tryon	Mol
<i>Engina mendicaria</i> (Linné)	Mol
<i>Epixanthus frontalis</i> Milne Edwards	Cru
<i>Eriphia sebana</i> Show & Nodden	Cru
<i>Erylus lendenfeldi</i> Sollas	Spo
<i>Eucheuma edule</i> Kütz	Alg
<i>Eucheuma</i> cf <i>speciosum</i> J. Ag.	Alg
<i>Eucheuma</i> sp 1	Alg
<i>Eucheuma</i> sp 2	Alg
<i>Eudistoma coeruleum</i> (Sluiter)	Asc
<i>Eudistoma möbiusi</i> (Hartmeyer)	Asc
<i>Eudistoma pyriforme</i> (Herdman)	Asc
<i>Eurythoe complanata</i> (Pallas)	Pol
<i>Fasciolaria trapezium</i> (Linné)	Mol
<i>Favia favius</i> (Forskäl)	Cni
<i>Favia pallida</i> (Dana)	Cni
<i>Favia stelligera</i> (Dana)	Cni
<i>Favites abdita</i> (Ellis & Solander)	Cni
<i>Favites halicora</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Favites pentagona</i> (Esper)	Cni
<i>Favites virens</i> (Dana)	Cni
<i>Favites</i> n sp	Cni

<i>Fungia</i> (<i>Danafungia</i>) <i>danai</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Fungia</i> (<i>Danafungia</i>) <i>horrida</i> Dana	Cni
<i>Fungia</i> (<i>Fungia</i>) <i>fungites</i> (Linné)	Cni
<i>Fungia</i> (<i>Pleuractis</i>) <i>paumotensis</i> Stutchburry	Cni
<i>Fungia</i> (<i>Pleuractis</i>) <i>scutaria</i> Lamarck	Cni
<i>Fungia</i> (<i>Verrillofungia</i>) <i>repanda</i> Dana	Cni
<i>Fungia</i> ? <i>somervillei</i> Gardiner	Cni
<i>Galaxaura</i> cf <i>breviarticulata</i>	Alg
<i>Galaxaura</i> cf <i>oblungata</i> (Ell. & Sol.) Imx	Alg
<i>Galaxaura</i> <i>tenella</i> Kjellm.	Alg
<i>Galaxea</i> <i>clavus</i> (Dana)	Cni
<i>Galaxea</i> <i>fascicularis</i> (Linné)	Cni
<i>Gelidiopsis</i> <i>rigida</i> (Vahl.) Web.v.B.	Alg
<i>Gellius</i> <i>cymiformis</i> (Esper)	Spo
<i>Gellius</i> <i>sagittarius</i> Sollas	Spo
<i>Geodia</i> <i>littoralis</i> Stephens	Spo
<i>Goniastrea</i> <i>pectinata</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Goniastrea</i> <i>retiformis</i> (Lamarck)	Cni
<i>Goniopora</i> <i>stokesi</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Goniopora</i> sp	Cni
<i>Gonodactylus</i> <i>lanceasteri</i> Manning	Cru
<i>Gonodactylus</i> <i>smithii</i> Pocock	Cru
<i>Gorgonia</i> <i>reticulatum</i> Pallas	Cni
<i>Gorgonia</i> <i>umbella</i> (Esper)	Cni
<i>Gyrosmlia</i> <i>interrupta</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Haliclona</i> cf <i>madrepora</i> Dendy	Spo
<i>Haliclona</i> sp	Spo
<i>Halicornaria</i> <i>ferlusi</i> Billard	Cni
<i>Halicornaria</i> <i>gracilicaulis</i> (Jäderholm)	Cni
<i>Halicornaria</i> <i>hians</i> (Busk)	Cni
<i>Halimeda</i> <i>cuneata</i> Her.	Alg
<i>Halimeda</i> <i>macroloba</i> Dec.	Alg
<i>Halimeda</i> cf <i>micronesica</i> Yamada	Alg
<i>Halimeda</i> <i>opuntia</i> Lamx	Alg
<i>Halimeda</i> <i>platydisca</i> (Dec.) Bart.	Alg
<i>Halimeda</i> <i>tuna</i> (Lamx) Bart.	Alg
<i>Halocordyle</i> <i>disticha</i> (Goldfuss)	Cni
<i>Halodeima</i> <i>atra</i> (Jaeger)	Ecm
<i>Halodeima</i> <i>edulis</i> (Lesson)	Ecm
<i>Halodeima</i> <i>parva</i> (Lampert)	Ecm
<i>Halodule</i> <i>uninervis</i> (Forsk.) Aschers.	Pha
<i>Halodule</i> <i>wrightii</i> Aschers.	Pha
<i>Halomitra</i> <i>philippinensis</i> Studer	Cni
<i>Halophila</i> <i>decipiens</i> Ostenfeld	Pha
<i>Halophila</i> <i>ovalis</i> (R. Br.) Hook f.	Pha
<i>Halophila</i> <i>stipulacea</i> (Forsk.) Aschers.	Pha
<i>Halopteris</i> <i>buski</i> (Bale)	Pha
<i>Hemiassterella</i> <i>complicata</i> Topsent	Spo
<i>Herpolitha</i> <i>limax</i> (Esper)	Cni
<i>Heterocentrotus</i> <i>mamillatus</i> (Linné)	Ecm
<i>Heterocyathus</i> <i>aequicostatus</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Heterometra</i> <i>africana</i> (A.H. Clark)	Ecm

<i>Heteropsammia michelini</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Heterostegina depressa</i> (d' Orbigny)	For
<i>Heteroxenia fuscescens</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Hexadella</i> sp	Spo
<i>Higginsia petrosioides</i> Dendy	Spo
<i>Holothuria leucospilota</i> (Brandt)	Ecm
<i>Holothuria scabra</i> Jaeger	Ecm
<i>Homotrema rubrum</i> Lamarck	Ecm
<i>Horastrea indica</i> Pichon	Cni
<i>Hydnophora exaesa</i> (Pallas)	Cni
<i>Hydnophora microconos</i> (Lamarck)	Cni
<i>Hydroclathrus clathratus</i> (Bory) Howe	Alg
<i>Hypnea horrida</i> (Ag.) J. Ag.	Alg
<i>Hypnea rosea</i> Papenfus	Alg
<i>Idanthyrus pennatus</i> (Peters)	Pol
<i>Idiellana pristis</i> (Lamouroux)	Cni
<i>Igernella mirabilis</i> Lévi	Spo
<i>Inflatella dura</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Iotrochota baculifera</i> Ridley	Spo
<i>Iotrochota purpurea</i> (Bowerbank)	Spo
<i>Ircina</i> (<i>Sarcotragus</i>) <i>ramosa</i> Keller	Spo
<i>Ircina</i> sp	Spo
<i>Isaurus spongiosus</i> (Andres)	Cni
<i>Isops sollasi</i> Ledenfeld	Spo
<i>Jania</i> cf <i>rubens</i> (L.) Aresch.	Alg
<i>Junceella juncea juncea</i> (Pallas)	Cni
<i>Keratoisis</i> sp	Cni
<i>Kraussia rugulosa</i> (Krauss)	Cru
<i>Lachnopus subacutus</i> Stimpson	Cru
<i>Lambis crocata</i> (Link)	Mol
<i>Lamprometra klunzingeri</i> (Harlaub)	Ecm
<i>Laurencia distichophylla</i> J. Ag.	Alg
<i>Laurencia flexilis</i> Setchell	Alg
<i>Laxosuberites arenosus</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Leiaster coriaceus</i> Peters	Ecm
<i>Lemnalia cervicornis</i> May	Cni
<i>Lemnalia elegans</i> (May)	Cni
<i>Lemnalia flava</i> (May)	Cni
<i>Lemnalia humesi</i> Verseveldt	Cni
<i>Lemnalia laevis</i> Thomson & Dean	Cni
<i>Lemnalia madagascariensis</i> Verseveldt	Cni
<i>Lemnalia tixierae</i> Verseveldt	Cni
<i>Leptastrea bottae</i> (Milne Edwards & Haime)	Cni
<i>Leptastrea immersa</i> Klunzinger	Cni
<i>Leptastrea purpurea</i> (Dana)	Cni
<i>Leptoclinides tulearensis</i> Plante & Vasseur	Asc
<i>Leptoria phrygia</i> (Ellis & Solander)	Cni
<i>Leptoseris hawaiiensis</i> Vaughan	Cni
<i>Leptoseris incrustans</i> (Quelch)	Cni
<i>Leptoseris mycetoseroides</i> Wells	Cni
<i>Leptoseris papyracea</i> (Dana)	Cni
<i>Leptoseris scabra</i> Vaughan	Cni

<i>Leptoseris solida</i> (Quelch)	Cni
<i>Leptothyra gestroi</i> Caramagna	Mol
<i>Liagora ceranoides</i> Lamx	Alg
<i>Liagora</i> cf <i>valida</i> (Harv.)	Alg
<i>Liagora</i> sp	Alg
<i>Linckia laevigata</i> (Linné)	Ecm
<i>Linckia multiflora</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Liocarpilodes armiger</i> Nobili	Cru
<i>Lissoclinum fragile</i> (Van Name)	Asc
<i>Lithophyllum mollucense</i> Fosl.	Alg
<i>Lithophyllum</i> sp	Alg
<i>Lithothamnium erubescens</i> Fosl.	ALg
<i>Litophyton arboreum</i> Forskäl	Cni
<i>Lobophyllia corymbosa</i> (Forskäl)	Cni
<i>Lobophyllia costata</i> (Dana)	Cni
<i>Lobophyllia hemprichii</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Lobophytum depressum</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Lobophytum meandriforme</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Lobophytum patulum</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Lobophytum schoedei</i> Moser	Cni
<i>Lophogorgia rubrotincta</i> Thomson & Henderson	Cni
<i>Lophogorgia thomassini</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Lyngbya</i> cf <i>majuscula</i> Harv.	Alg
<i>Lytocarpus phoeniceus</i> (Busk)	Cni
<i>Lytocarpus singularis</i> Billard	Cni
<i>Macrophiolithrix longipeda</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Macrorhynchia</i> sp	Cni
<i>Madracis</i> cf <i>decactis</i> (Lyman)	Cni
<i>Marginopora vertebralis</i> Blainville	For
<i>Mastophora</i> cf <i>variegata</i>	Alg
<i>Mastophora</i> sp	Alg
<i>Melithaea laevis</i> (Wright & Studer)	Cni
<i>Menaethius monoceros</i> (Latreille)	Cru
<i>Merulina ampliata</i> (Ellis & Solander)	Cni
<i>Mesochaetopterus minutus</i> Potts	Pol
<i>Microciona</i> sp 1	Spo
<i>Microciona</i> sp 2	Spo
<i>Microcosmus madagascariensis</i> Michaelsen	Asc
<i>Microdictyon Agardhianum</i> Dec	Alg
<i>Microthele difficilis</i> (Semper)	Ecm
<i>Microthele nobilis</i> (Selenka)	Ecm
<i>Millepora exaesa</i> Forskäl	Cni
<i>Millepora intricata</i> Milne Edwards	Cni
<i>Millepora platyphylla</i> Ehrenberg & Hemprich	Cni
<i>Millepora tenera</i> Boschma	Cni
<i>Mithrodia clavigera</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Modiolus</i> sp	Mol
<i>Monothea spinulosa</i> (Bale)	Cni
<i>Montastrea curta</i> (Dana)	Cni
<i>Montipora edwardsi</i> Bernard	Cni
<i>Montipora foliosa</i> (Pallas)	Cni
<i>Montipora</i> cf <i>informis</i> Bernard	Cni

<i>Montipora verrucosa</i> (Lamarck)	Cni
<i>Montipora</i> sp	Cni
<i>Morchellana gilva</i> (Henderson)	Cni
<i>Morchellana mirifica</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Morchellana multispinosa</i> (Henderson)	Cni
<i>Morchellana nova</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Morchellana pumilio</i> (Studer)	Cni
<i>Morchellana varicolor</i> (Henderson)	Cni
<i>Muriceides dubia</i> Nutting	Cni
<i>Muricella arborea</i> Thomson & Simpson	Cni
<i>Muricella complanata</i> Wright & Studer	Cni
<i>Muricella perramosa</i> Ridley	Cni
<i>Muricella rubra</i> Thomson	Cni
<i>Mycale cleistochela</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Mycale crassissima</i> (Dendy)	Spo
<i>Mycale grandis</i> (Gray)	Spo
<i>Mycale gravelyi</i> Burton	Spo
<i>Mycale imperfecta</i> Baer	Spo
<i>Mycale sulevoidae</i> (Sollas)	Spo
<i>Mycale</i> sp 1	Spo
<i>Mycale</i> Sp 2	Spo
<i>Mycedium elephantotum</i> (Pallas)	Cni
<i>Mycedium tubifex</i> (Dana)	Cni
<i>Myrmekioderma granulata</i> Esper	Spo
<i>Mytilus auriculatus</i> (Krauss)	Mol
<i>Myxilla arenaria</i> Dendy	Spo
<i>Nardoa alveolata</i>	Ecm
<i>Neogoniolithon</i> cf <i>fosliei</i> (Heydr.) Strech & Mason	Alg
<i>Neozoanthus tulearensis</i> Herberts	Cni
<i>Nephthea striata</i> Kukenthal	Cni
<i>Nephthea tixierae</i> Verseveldt	Cni
<i>Neurymenia fraxinifolia</i> (Mert.) J. Ag.	Alg
<i>Operculina granulosa</i> (Leymerie)	For
<i>Ophiactis</i> ? <i>hemiteles</i> H.L.Clark	Ecm
<i>Ophiactis savignyi</i> (Müller & Troschel)	Ecm
<i>Ophiarachnella gorgonia</i> (Müller & Troschel)	Ecm
<i>Ophiarachnella septemspinosa</i> (Müller & Troschel)	Ecm
<i>Ophiarthrum elegans</i> Peters	Ecm
<i>Ophiarthrum pictum</i> Müller & Troschel	Ecm
<i>Ophiocoma brevipes</i> Peters	Ecm
<i>Ophiocoma scolopendrina</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Ophiomaza cacaotica</i> Lyman	Ecm
<i>Ophiomyxa brevispina</i> Von Martens	Ecm
<i>Ophionereis degenerei</i> A.H. Clark	Ecm
<i>Ophionereis porrecta</i> Lyman	Ecm
<i>Ophiothrix exigua</i> Lyman	Ecm
<i>Ophiothrix</i> (<i>Keystonea</i>) <i>propinqua</i> Lyman	Ecm
<i>Ophiothrix trilineata</i> Lütken	Ecm
<i>Ophiothrix</i> sp	Ecm
<i>Ophlitaspongia</i> sp	Spo
<i>Oulophyllia crispa</i> (Lamarck)	Cni
<i>Oulophyllia</i> sp	Cni

<i>Ovula ovum</i> (Linné)	Mol
<i>Orypora lacera</i> (Verrill)	Cni
<i>Pachyseris rugosa</i> (Lamarck)	Cni
<i>Pachyseris speciosa</i> (Dana)	Cni
<i>Padina gymnospora</i> (Kütz.) Vickers	Alg
<i>Palythoa capensis</i> Haddon & Duerden	Cni
<i>Palythoa cf heideri</i> Carlgren	Cni
<i>Palythoa liscia</i> Haddon & Duerden	Cni
<i>Palythoa multisulcata</i> Carlgren	Cni
<i>Paracyathus</i> sp	Cni
<i>Paralemnalia digitiformis</i> Mac Fadyen	Cni
<i>Paralemnalia flabella</i> (Quoy & Gaimard)	Cni
<i>Paralemnalia pichoni</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Parascolymia vitiensis</i> (Brueggemann)	Cni
<i>Paratenaciella microxea</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Paratetilla bacca</i> (Selenka)	Spo
<i>Parazoanthus gracilis</i> Lwowsky	Cni
<i>Parerythropodium fulvum</i> (Forskäl)	Cni
<i>Parerythropodium spinosum</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Pavona cactus</i> (Forskäl)	Cni
<i>Pavona clavus</i> Dana	Cni
<i>Pavona danai</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Pavona decussata</i> Dana	Cni
<i>Pavona divaricata</i> (Lamarck)	Cni
<i>Pavona explanulata</i> (Lamarck)	Cni
<i>Pavona frondifera</i> Lamarck	Cni
<i>Pavona varians</i> Verrill	Cni
<i>Pectinia lactuca</i> (Pallas)	Cni
<i>Pentaceraster mammillatus</i> (Audouin)	Ecm
<i>Pentaceros renhardii</i> (Lütken)	Ecm
<i>Petrosia densissima</i> Dendy	Spo
<i>Petrosia seriata</i> (Hentschel)	Spo
<i>Petrosia testudinaria</i> (Lamarck)	Spo
<i>Petrosia</i> n sp	Spo
<i>Peyssonnelia calcea</i>	Alg
<i>Peyssonnelia conchicola</i> Grun. & Picc.	Alg
<i>Peyssonnelia indica</i> (Web.v.B.)	Alg
<i>Phacelocarpus tristichus</i> J. Ag.	Alg
<i>Phasianella</i> sp	Mol
<i>Phyllacanthus imperialis</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Phyllangia pallida</i> Klunzinger	Cni
<i>Phyllospongia dendyi</i> Ledenfeld	Spo
<i>Phyllospongia foliascens</i> (Pallas)	Spo
<i>Phyllospongia madagascariensis</i> (Hyatt)	Spo
<i>Phyllospongia papyracea</i> (Esper)	Spo
<i>Physogyra lichtensteini</i> (Milne Edwards & Haime)	Cni
<i>Pinna bicolor</i> Gmelin	Mol
<i>Pinna muricata</i> Linné	Mol
<i>Placospongia carinata</i> (Bowerbank)	Spo
<i>Plakina monolopha</i> Schulze	Spo
<i>Plakinastrella ceylonica</i> (Dendy)	Spo
<i>Platygyra daedala</i> (Ellis & Solander)	Spo

<i>Platygyra lamellina</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Plerogyra sinuosa</i> (Dana)	Cni
<i>Plesiastrea urvillei</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Plesiastrea versipora</i> (Lamarck)	Cni
<i>Plocanium cincinnatum</i> Kütz.	Alg
<i>Plocanium cornutum</i> (Turn.) Harv.	Alg
<i>Plocanium glomeratum</i> Ag.	Alg
<i>Plococidaris verticillata</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Plumigorgia hydroides</i> Nutting	Cni
<i>Plumohalichondria gardineri</i> Dendy	Spo
<i>Plumularia setacea</i> Ellis	Cni
<i>Pocillopora brevicornis setchelli</i> Hoffmeister	Cni
<i>Pocillopora bulbosa</i> Ehrenberg	Cni
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linné)	Cni
<i>Pocillopora danae</i> Verrill	Cni
<i>Pocillopora elegans</i> Dana	Cni
<i>Pocillopora eydouxi</i> Milne Edwards & Haime	Cni
<i>Pocillopora verrucosa</i> (Ellis & Solander)	Cni
<i>Pocockiella variegata</i> (Lamx) Papenf.	Alg
<i>Podabacia crustacea</i> (Pallas)	Cni
<i>Polycitorella peresi</i> Plante & Vasseur	Asc
<i>Polyclinum constellatum</i> Savigny	Asc
<i>Polycyathus</i> sp	Cni
<i>Porites andrewsi</i> Vaughan	Cni
<i>Porites lichen</i> Dana	Cni
<i>Porites nigrescens</i> Dana	Cni
<i>Porites pukoensis</i> Vaughan	Cni
<i>Porites somaliensis</i> Gravier	Cni
<i>Porites (Synaraea) iwayamaensis</i> Eguchi	Cni
<i>Porolithon</i> cf <i>craspedium</i> (Fosl.) Fosl.	Alg
<i>Porolithon onkodes</i> (Heydr.) Fosl.	Alg
<i>Prianos aurantiaca</i> Lévi	Spo
<i>Prionocidaris baculosa</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Prionocidaris pistillaris</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Protoreaster lincki</i> (Blainville)	Ecm
<i>Protoreaster nodosus</i> (Linné)	Ecm
<i>Psammaplysilla purpurea</i> (Carter)	Spo
<i>Psammocora</i> (<i>Psammocora</i>) <i>contigua</i> (Esper)	Cni
<i>Psammocora</i> (<i>Psammocora</i>) <i>nierstraszi</i> Van der Horst	Cni
<i>Psammocora</i> (<i>Psammocora</i>) <i>haimiana</i> M. Edwards & Haime	Cni
<i>Pseudocodium Devriesei</i> Web. v. B.	Alg
<i>Psudocolochirus bicolor</i> Cherbonnier	Ecm
<i>Psudosiderastrea tayamai</i> Yabe & Sugiyama	Cni
<i>Pycnodonta hyotis</i> (Linné)	Mol
<i>Radianthus ritteri</i> Kwietniewski	Cni
<i>Ralfsia</i> sp	Alg
<i>Raphidophylus cervicornis</i> Thiele	Spo
<i>Raphidophylus</i> sp 1	Spo
<i>Raphidophylus</i> sp 2	Spo
<i>Raphidophylus</i> sp 3	Spo
<i>Raphidophylus</i> sp 4	Spo
<i>Raphidophylus</i> sp 6	Spo

<i>Rhizochalina incrustatum</i> (Dendy)	Cni
<i>Roxasia gravieri</i> (Kükenthal)	Cni
<i>Salmacina dysteri</i> (Huxley)	Pol
<i>Salmacis bicolor</i> Agassiz	Ecm
<i>Sarcophyton acutangulatum</i> Marenzeller	Cni
<i>Sarcophyton crassocaule</i> Moser	Cni
<i>Sarcophyton elegans</i> Moser	Cni
<i>Sarcophyton glaucum</i> (Quoy & Gaimard)	Cni
<i>Sarcophyton regulare</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Sargassum</i> cf <i>densifolium</i> Zan.	Alg
<i>Sargassum</i> cf <i>elegans</i> Grunow	Alg
<i>Sargassum</i> cf <i>heterophyllum</i> (Turn.) Ag.	Alg
<i>Sargassum</i> sp	Alg
<i>Schizophrys aspera</i> (Milne Edwards)	Cru
<i>Scleranthelia musiva</i> Studer	Cni
<i>Semperina brunnea</i> Nutting	Cni
<i>Semperina rubra</i> Kölliker	Cni
<i>Seriatopora hystrix</i> (Dana)	Cni
<i>Serpulorbis</i> sp	Mol
<i>Sertularella</i> cf <i>mediterranea</i> Hartlaub	Cni
<i>Siderastrea radians</i> (Pallas)	Cni
<i>Simularia crassa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Simularia densa</i> (Whitelegge)	Cni
<i>Simularia dura</i> (Pratt)	Cni
<i>Simularia erecta</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Simularia flexuosa</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Simularia grayi</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Simularia leptoclados</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Simularia macropodia</i> (Hickson & Hiles)	Cni
<i>Simularia marenzelleri</i> (Wright & Studer)	Cni
<i>Simularia notanda</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Simularia pedunculata</i> Tixier-Durivault	Cbi
<i>Simularia polydactyla</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Simularia querciformis</i> (Pratt)	Cni
<i>Simularia triaena</i> Kolonko	Cni
<i>Simularia whiteleggei</i> Lüttschwager	Cni
<i>Siphonocladus tropicus</i> (Crovan) J. Ag.	Alg
<i>Siphonoecetes erythraeus</i> Ruffo	Cru
<i>Siphonogorgia hicksoni</i> Thomson & Mackinnon	Cni
<i>Siphonogorgia robusta</i> Thomson & Mackinnon	Cni
<i>Smaragdia rangiana</i> (Recluz)	Mol
<i>Smaragdia sowerbyana</i> (Monrouzier)	Mol
<i>Solanderia crosslandi</i> (Thornely)	Cni
<i>Solanderia</i> sp	Cni
<i>Sorites marginalis</i> (Lamarck)	For
<i>Spathoglossum asperum</i> J. Ag.	Alg
<i>Sphenotrochus</i> n sp	Cni
<i>Spirastrella cunctatrix</i> Schmidt	Spo
<i>Spirastrella inconstans</i> Dendy	Spo
<i>Spirastrella pachyspira</i> Lévi	Spo
<i>Spirastrella poterionides</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Spirastrella vagabunda</i> Ridley	Spo
<i>Spirastrella</i> sp	Spo

<i>Spongodes hemprichi</i> Klunzinger	Cni
<i>Spongodes kollikeri</i> (Kükenthal)	Cni
<i>Spongodes novaezeelandiae</i> (Kükenthal)	Cni
<i>Spongodes robusta</i> Kükenthal	Cni
<i>Spongodes roemeri</i> (Kükenthal)	Cni
<i>Sporadotrema cylindricum</i> (Carter)	For
<i>Sporolithon</i> cf <i>sibogae</i> (Web. & Fosl.)	Alg
<i>Stereacanthia indica</i> Thomson & Henderson	Cni
<i>Stereonephthya acaulis</i> Verseveldt	Cni
<i>Stereonephthya kukenthalii</i> Thomson & Henderson	Cni
<i>Stichopus chloronotus</i> Brandt	Ecm
<i>Stichopus monotuberculatus</i> (Quoy & Gaimard)	Ecm
<i>Stichopus variegatus</i> Semper	Ecm
<i>Stoeba extensa</i> Dendy	Spo
<i>Stoeba</i> sp	Spo
<i>Stoichactis giganteum</i> Forskäl	Cni
<i>Stomopneustes variolaris</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Stylaster duchassaingii</i> de Pourtales	Cni
<i>Stylaster sanguineus</i> Valenciennes	Cni
<i>Stylocoeniella guentheri</i> (Basset-Smith)	Cni
<i>Stylophora mordax</i> (Dana)	Cni
<i>Stylophora pistillata</i> (Esper)	Cni
<i>Stylophora subseriata</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Suberites</i> sp	Spo
<i>Symphyllia recta</i> (Dana)	Cni
<i>Synapta maculata</i> (Chamisso & Eysenhardt)	Ecm
<i>Syringodium isoetifolium</i> (Aschers.) Dandy	Pha
<i>Tedania anhelans</i> (Lieberkuhn)	Spo
<i>Tedania</i> sp	Spo
<i>Tedanione wilsoni</i> Dendy	Spo
<i>Tedaniopsamma arenosa</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Telesto</i> sp 1	Cni
<i>Telesto</i> sp 2	Cni
<i>Terpios granulosus</i> Bergquist	Spo
<i>Tethya seychellensis</i> (Wright)	Spo
<i>Tetracrita costata</i> Darwin	Cru
<i>Tetracrita serrata</i> Darwin	Cru
<i>Thalassia hemprichii</i> (Ehr.) Aschers.	Pha
<i>Thalassodendron ciliatum</i> (Forsk.) den Hartog	Pha
<i>Thecocarpus brevirostris</i> (Busk)	Cni
<i>Thecocarpus flexuosus</i> Lamouroux	Cni
<i>Thecocarpus</i> sp 1	Cni
<i>Thelenota ananas</i> (Jaeger)	Ecm
<i>Theonella conica</i> (Kiersch)	Spo
<i>Theonella swinhoei</i> Gray	Spo
<i>Timea unistellata</i> Topsent	Spo
<i>Titanophora</i> cf <i>weberae</i> Borg	Alg
<i>Toxadocia violacea</i> De Laubenfels	Spo
<i>Toxopneustes pileolus</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Trachyphyllia geoffroyi</i> Audouin	Cni
<i>Trichogloea Requienni</i> (Mont.) Kütz.	Alg
<i>Tridacna crocea</i> Lamarck	Mol
<i>Tridacna elongata</i> Lamarck	Mol

<i>Trididemnum roseum</i> Plante & Vasseur	Asc
<i>Tripneustes gratilla</i> (Linné)	Ecm
<i>Tritonalia tritonis</i> (Linné)	Mol
<i>Trochus carinifer</i> Beck	Mol
<i>Tropiometra carinata</i> (Lamarck)	Ecm
<i>Tubastrea aurea</i> (Quoy & Gaimard)	Cni
<i>Tubastrea micranthus</i> (Ehrenberg)	Cni
<i>Tubipora musica</i> Linné	Cni
<i>Turbinaria condensata</i> Sond.	Alg
<i>Turbinaria crater</i> (Pallas)	Cni
<i>Turbinaria decurrens</i> Bory	Alg
<i>Turbinaria mesenterina</i> (Lamarck)	Cni
<i>Turbinaria ornata</i> J. Ag.	Alg
<i>Turbinaria peltata</i> Esper	Cni
<i>Turbinaria cf stephensoni</i> Crossland	Cni
<i>Turbinaria</i> sp	Cni
<i>Turbo (Marmarostoma) argyrostomus</i> Linné	Mol
<i>Turbo (Olearia) marmoratus</i> Linné	Mol
<i>Tyroscyphus fruticosus</i> (Esper)	Cni
<i>Udotea argentea</i> Zan.	Alg
<i>Udotea indica</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Udotea javensis</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Udotea orientalis</i> Gepp & Gepp	Alg
<i>Ulosa rubra</i> Vacelet & Vasseur	Spo
<i>Ulva</i> sp 1	Alg
<i>Ulva</i> sp 2	Alg
<i>Umbellulifera striata</i> (Thomson & Henderson)	Cni
<i>Valonia cf macrophysa</i> Kütz.	Alg
<i>Valonia utricularis</i> Ag.	Alg
<i>Vasum turbinellus</i> (Linné)	Mol
<i>Vaucheria</i> sp	Alg
<i>Verrucella sanguinolenta</i> (Gray)	Cni
<i>Verrucella verseveldti</i> Tixier-Durivault	Cni
<i>Villogorgia ceylonensis</i> (Thomson & Henderson)	Cni
<i>Wrightella braueri</i> Kükenthal	Cni
<i>Xenia garciae</i> Bourne	Cni
<i>Zoanthus pacificus</i> Walsh & Bowen	Cni
<i>Zoanthus sansibaricus</i> Carlgren	Cni
<i>Zozymus aeneus</i> (Linné)	Cru
<i>Zygophylax</i> sp	Cni

TABLEAU GENERAL DE REPARTITION DES ESPECES

La répartition des espèces dans les principaux biotopes (dont la liste figure à la page suivante) est indiquée au moyen d'indices semi-quantitatifs tenant compte à la fois de la présence des espèces dans les relevés effectués dans chaque biotope, et de leur abondance - dominance. L'échelle utilisée est la suivante :

- + Exceptionnellement rencontré dans le biotope considéré
- 1 Rare à peu abondant
- 2 Peu abondant à moyennement abondant
- 3 Moyennement abondant à abondant
- 4 Abondant à très abondant
- 5 Très abondant, et pouvant constituer des peuplements purs
- (x) Espèce présente dans le biotope considéré, et pour laquelle on ne possède pas d'indication semi-quantitative.

LISTE DES BIOTOPES

I	Talus prérécifal	
II	Horizon inférieur	
III	Horizon moyen	Dalle corallienne
IV	Horizon supérieur	
V	Horizon inférieur	
VI	Horizon moyen	Zone éperons-sillons
VII	Horizon supérieur	
VIII	Plateforme supérieure des éperons	
IX	Ensellement externe	
X	Glacis récifal	
XI	Ecoulements, déversoirs, couloirs de marée	
XII	Levéé détritique	
XIII	Platier compact	
XIV	Platier à alignements coralliens	
XV	Platier à éléments dispersés	
XVI	Platier à microatolls	
XVII	Dépression médiane	
XVIII	Accumulation sableuse et herbiers de Phanérogames	
XIX	Mares de l'herbier	
XX	Pente interne	
XXI	Pente des vasques et lagons enclavés	
XXII	Pente des récifs internes	
XXIII	Platier des récifs internes et des bancs coralliens	
XXIV	Platiers très ensablés	
XXV	Fonds meubles de lagon	

CYANOPHYCES

Lyngbya cf. *majuscula*

CHLOROPHYCES

Ulva sp. 1

Ulva sp. 2

Valonia cf. *macrophysa*

Valonia utricularis

Dictyosphaeria cavernosa

Dictyosphaeria Versluysi

Siphonocladus tropicus

Microdictyon Agardhianum

Boodlea composita

Anadyomene Wrightii

Bornetella sphaerica

Caulerpa brachypus

Caulerpa crassifolia

Caulerpa cupressoides

var. *lycopodium*

Caulerpa Freycinetii

Caulerpa lentillifera

Caulerpa plumaris

Caulerpa racemosa

Caulerpa sertularioides

Caulerpa scalpelliformis

Caulerpa cf. taxifolia

Caulerpa cf. *verticillata*

Caulerpa webbiana

Chlorodesmis cf. Hildebrandtii

Avrainvillea erecta

Antea argentea

Udotea indica

[illegible][illegible]

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV	
Homotrema rubrum	.	.	2	2	2	2	2	2	.	.	.	3	2	2	2	1	1	1	.	.	.	
Sporadotrema cylindricum	1	
Operculina granulosa	1	1	
Marginopora vertebrealis	2	.	1	1	.	.	.	1	
Cyclolypeus carpentexi	1	
Sorites marginalis	1	
SPONGIAIRES																										
Theontella conica	+	+	
Theonella swinhoei	.	1	1	1	2	+	(x)	
Geodia littoralis	1	.	.	.	
Isops sellasi	1	1	
Erylus ledenfeldi	+	1	1	
Ancorina radix	(x)	
Ecionemia bacillifera	.	.	+	1	1	+	
Stoebea extensa	1	
Stoebea sp.	1	
Paratetilla bacca	1	
Craniella australiensis	1	
Chondrilla sacciformis	1	
Chondrilla nucula	2	
Chondrillastra australiensis	1	2	+	
Chondrillastra mixta	1	+	
Chondrosia debilis	1	1	1	1	
Asteropus simplex	.	.	1	+	
Plakina monolopha	1	
Plakinastrella ceylonica	+?	1	
Spirastrella inconstans	.	1	3	2	1	1	
Spirastrella cunctatrix	1	1	1	
Spirastrella poterionides	1	1	.	.	+	.	.	.	2	.	
Spirastrella pachyspira	1	1	
Spirastrella vagabunda	1	.	.	.	1	.	
Spirastrella sp.	.	2	2	1	1	1	

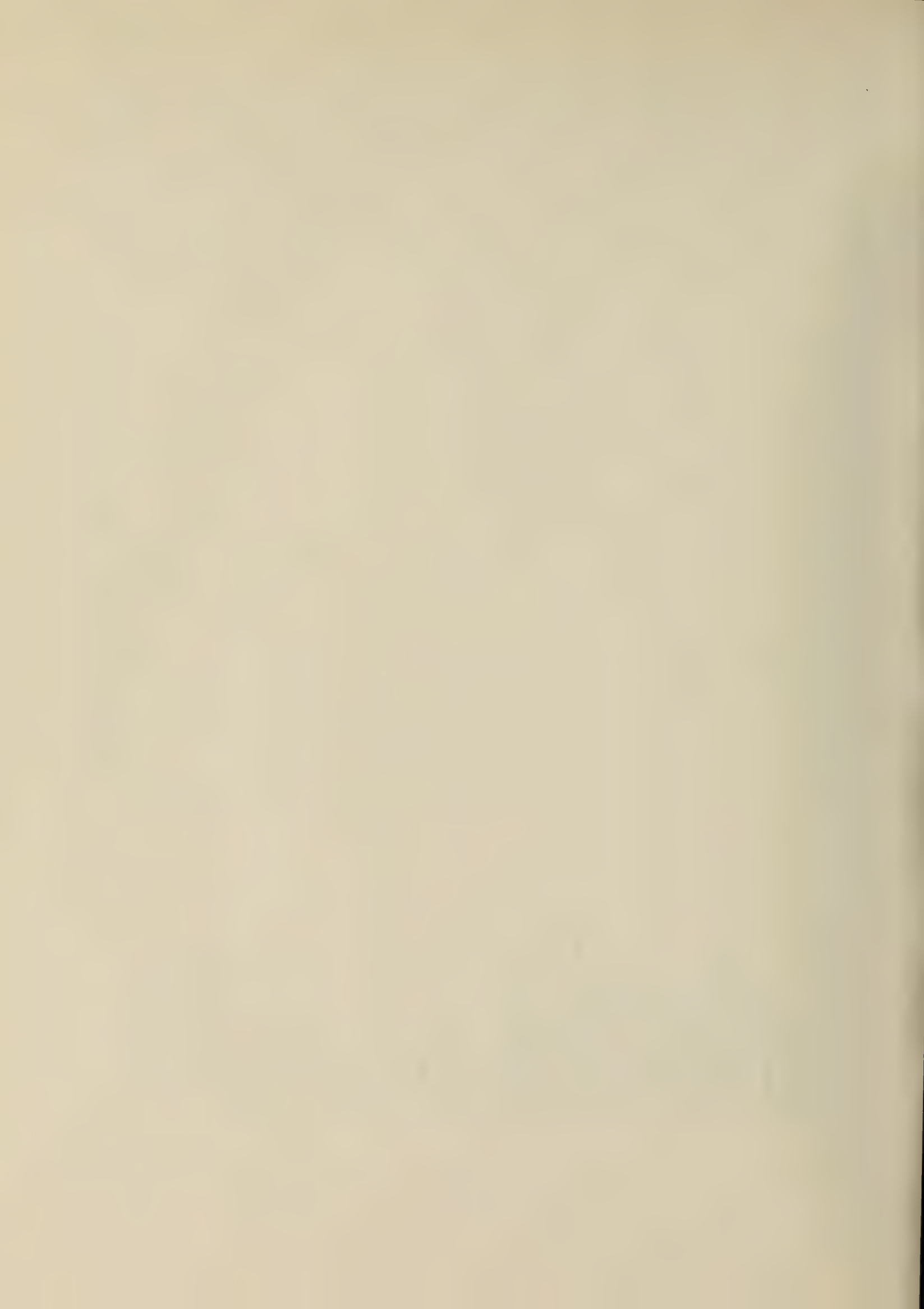
I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII XIII XIV XV XVI XVII XVIII XIX XX XXI XXII XXIII XXIV XXV

Acropora pharaonis	1	2	1	←	5 (Sud Ifaty)	→	3	2	1	2	.	1	5	5	5	5	.	.
Acropora cf. reticulata	2	1	1	1	.	.
Acropora rotumana	3
Montipora edwardsi	+	.	.	.	1	1	.	.	2	1	.	.	1	.	.
Montipora foliosa	1	1	5	5	5	.	.
Montipora cf. informis	+	+	1	.	1	1	.	.	.	1
Montipora verrucosa	1	1	.	1	.	.	1	1	1	.	.	1	2	1	1	.	.	.
Montipora sp.	.	1	1	1	1
Astreopora listeri	1
Agariciella ponderosa	.	.	1	2	1	1	1	1	.	.
Pavona cactus	1	1	1	+	+	.	.	.
Pavona clavus	1	1	1	.	.	.	1	1	1	.	.
Pavona danai	2	3	2	.	.
Pavona decussata	1	3	2	1	.	1	1
Pavona divaricata	2	3	2	.	.	1	1
Pavona explanulata	1	1
Pavona frondifera	1	1	1	.	.
Pavona varians	1	.	.	1	1	1	2	2	2	.	.
Pachyseris speciosa	.	3	3	3	2	2	1	.	+	1	1	2	1	.	2	.	1	2	2	2	.	.
Pachyseris rugosa	.	.	.	1	1	1	1
Leptoseris hawaiiensis	.	2	2	+	1
Leptoseris incrustans	.	2	2	+	1
Leptoseris cf. mycetoseroides	.	2	2	+	1	1	.	.	.
Leptoseris pyapyracea	3
Leptoseris scabra	.	1	1
Leptoseris cf. solida	.	1	1
Siderastrea radians	2	.	1	.	1	2	.
Coscinarea monile	.	.	.	1	1	1	.	+	.	.	1	1	1	.	1	.	1	1	1	1	.	.
Coscinarea columna	1	1	.	.	.
Horastrea indica	.	1	2	2	1	2	.	1	.	.
Anomastrea (pseudoside rastrea)	+	.	.	.
tayamai
Cycloseris cyclolites	1

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV
Diaseris distorta	.	.	1	1	4	.	.	.	1	.	.	.
Fungia (Danafungia) danai	1	2	1	.	.	.
Fungia (Fungia) fungites	.	.	.	1	1	1	1	2	1	.	1	.	1	3	2	2	1	.	.
Fungia (Danafungia) horrida	1	1	1	1
Fungia (Ctenactis) paumotensis	1	1	1	1	1	1	.	.	.
Fungia (Verrillofungia) repanda	+	1	1	1
Fungia (Ctenactis) scutaria	2	2	1	1	.	.	1	.	.
Fungia ? somervillei	+
Herpolitha limax	.	.	.	1	1	1	+	.	1	.	1	2	2	2	.	.	.
Halomitra philippinensis	2	5	3	.	.	.
Podabacia crustacea	.	.	.	1	1	1	1	+	1	1	1	.	.	.
Porites somaliensis	.	.	1	1	2	+	+	.	1	+	1	.	3	3	3	4	3	1	2	4	3	3	2	.	.
Porites solida	1	2	+	2	1	1	2	1	.	.	1
Porites andrewsi	1	1	.	2	.	1	1	1
Porites pukoensis	1
Porites nigrescens	.	.	.	1	1	4	5	3	1	3	+	1	3	2	2	1	.	.
Porites lichen	2	1
Porites (Synaroea) iwayamaensis	1	1	1	.	+	.	.	.	4	4	3	.	3	+	1	2	3	2	1	.	.
Goniopora stokesi	1	1	1	.	.	2	.	1	.	.	1	.	.
Goniopora sp.	.	.	+	1	.	1	.	.	1
Alveopora sp.	.	.	+	+	+	.	.	.	1	1	1
Favia fava	1	.	.	.	2	2	2	.	2	1	2
Favia pallida	.	.	1	2	2	2	1	.	2	1	.	.	3	3	3	1	2	+	2	2	2	2	1	.	.
Favia stelligera	.	.	.	1	1	1	1	.	1	2	2	2	.	.	.
Plesiastrea urvillei	+
Plesiastrea versipora	.	.	.	+
Favites abdita	.	.	1	1	1	1	1	.	1	.	1	.	1	2	2	1	.	2	.	1	2	2	2	.	.
Favites halicora	1	.	.	1	.	.	1	1
Favites pentagona	1	1
Favites virens	.	.	1	1	2	2	1	.	.	.	1	.	2	2	2	1	2	.	1	1	1	1	1	.	.
Favites sp.	.	.	1	1	1	2	2	2	.	.	.
Goniastrea pectinata	.	.	.	1	1	1	+	.	1	.	1	.	1	1	2	.	1	.	.	1
Goniastrea retiformis	1	1	.	3	1	.	1	.	3	3	2	.	1	.	.	1	1	1	1	.	.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV
<i>Mycedium tubifex</i>	.	.	.	1	1	1	1	.	.	.
<i>Echinophyllia aspera</i>	.	1	2	1	1	1	1	1	.	.	.
<i>Oxypora lacera</i>	.	1	2	+	1	.	+	.	.	.
<i>Pectinia lactuca</i>	.	2	2
<i>Plerogyra sinuosa</i>	.	.	.	1	1	+
<i>Physogyra lichtensteini</i>	3	2	2	.	.
<i>Gyrosmilina interrupta</i>	.	.	.	2	2	2	1	1	.	.
<i>Caryophyllia</i> sp.	1	1
<i>Paracyathus</i> sp.	1
<i>Polycyathus</i> sp.	1
<i>Heterocyathus aequicostatus</i>	2
<i>Sphenotrochus</i> n.sp.	.	1	1	1
<i>Balanophyllia</i> sp.	.	.	(x)	(x)
<i>Tubastraea aurea</i>	3	1	+	1	1	1	.	.
<i>Tubastraea micrantha</i>	.	.	1	1	+
<i>Dendrophyllia</i> n.sp.	.	2	2
<i>Dendrophyllia</i> sp. 1	1
<i>Turbinaria crater</i>	.	.	1	1	1	1
<i>Turbinaria mesenterina</i>	1
<i>Turbinaria peltata</i>	.	.	1	1	1	1	1	1	.	.
<i>Tubinaria</i> cf. <i>stephensoni</i>	1	1	2	.	.	1	.	1
<i>Tubinaria</i> sp.	1	.	1	1	.	.	1	1	.	.
<i>Heteropsammia michelini</i>	.	1	1	2
ZOANTHAIRES																									
<i>Isaurus spongiosus</i>	2	2	1	+
<i>Palythoa capensis</i>	1	1	3	.	.	1	2	1	1
<i>Palythoa</i> cf. <i>heiderei</i>	+	+
<i>Palythoa liscia</i>	1	1	3	+	+
<i>Palythoa multisulcata</i>	+	1	+	.	1	3	1	.	.	1
<i>Parazoanthus gracilis</i>	.	1	1	1	1	1
<i>Neozanthus tulearensis</i>	+
<i>Zoanthus sansibaricus</i>	1	1	1	3	1	.	.	1

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV	XXV
<i>Didemnum viride</i>	2
<i>Didemnum ternatum</i>	1	1	.
<i>Trididemnum roseum</i>	3
<i>Leptoclininides tulearensis</i>	1
<i>Lissoclinum fragile</i>	1	1	.	.
<i>Eudistoma coeruleum</i>	.	.	.	1	2	2	1	1	.	.	.	2	2	2	.	.	.
<i>Eudistoma mobiusi</i>	1	1	+	2	1	.	1	1	1
<i>Eudistoma pyriforme</i>	1	1
<i>Polycitorella peresi</i>	1
<i>Microcosmus madagascariensis</i>	1
<i>Ascidia (Phallusia) julinea</i>	1
CEPHALOCORDES																									
<i>Asymmetron lucayanum</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	1







SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01375 3769